



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

### About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



## Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

## Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

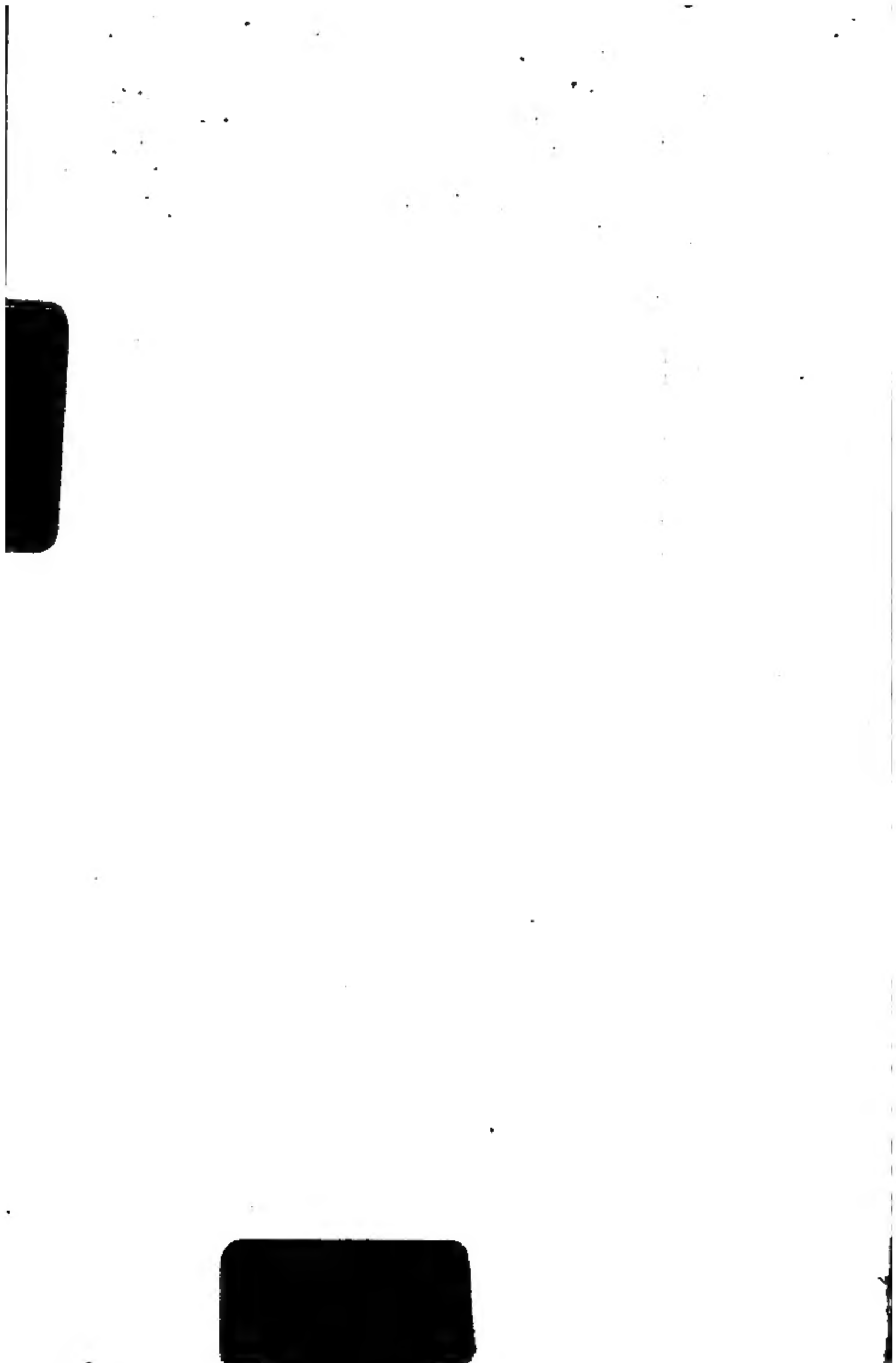
- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

## Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.







94  
J5





**Jenaische Zeitschrift**

**für**

**NATURWISSENSCHAFT**

**herausgegeben**

**von der**

**medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.**

---

**Siebenundzwanzigster Band.**

**Neue Folge, Zwanzigster Band.**

**Mit 25 lithographischen Tafeln und 9 Abbildungen im Texte.**

---

**Jena,**

**Verlag von Gustav Fischer**

**1892.**





# Inhalt.

---

	Seite
<b>RAWITZ, Dr. BERNHARD, Der Mantelrand der Acephalen. Dritter Teil: Siphoniata. Epicuticulabildung. Allgemeine Betrachtungen. Mit Tafel I—VII und 5 Abbildungen im Texte</b>	1
<b>FRENZEL, Prof. JOHANNES, Über einige argentinische Gregarinen. Ein Beitrag zur Organisation und Physiologie der Gregarinen überhaupt. Mit Tafel VIII . . . . .</b>	283
<b>ANTIPA, Dr. GR., Eine neue Art von Drymonema. Mit Tafel IX</b>	337
<b>GISSLER, Dr. RUDOLF, Die Lokalisation der Oxalsäure in der Pflanze . . . . .</b>	344
<b>SCHNEIDER, Dr. KARL CAMILLO, Einige histologische Befunde an Coelenteraten. Mit Tafel X—XVI . . . . .</b>	379
<b>RANDOLPH, Dr. HARRIET, Beitrag zur Kenntnis der Tubificiden. Mit Tafel XVII—XIX . . . . .</b>	463
<b>HEUSCHER, J., Zur Anatomie und Histologie der Proneomenia Sluiteri Hubrecht. Mit Tafel XX—XXIII und 4 Abbildungen im Texte . . . . .</b>	477
<b>RÖMER, Dr. phil. F., Über den Bau und die Entwicklung des Panzers der Gürteltiere. Mit Tafel XXIV—XXV . . .</b>	513
<b>HAECKEL, ERNST, Plankton-Composition. Vorläufige Mitteilung .</b>	559

---

1  
 2  
 3  
 4  
 5  
 6  
 7  
 8  
 9  
 10  
 11  
 12  
 13  
 14  
 15  
 16  
 17  
 18  
 19  
 20  
 21  
 22  
 23  
 24  
 25  
 26  
 27  
 28  
 29  
 30  
 31  
 32  
 33  
 34  
 35  
 36  
 37  
 38  
 39  
 40  
 41  
 42  
 43  
 44  
 45  
 46  
 47  
 48  
 49  
 50  
 51  
 52  
 53  
 54  
 55  
 56  
 57  
 58  
 59  
 60  
 61  
 62  
 63  
 64  
 65  
 66  
 67  
 68  
 69  
 70  
 71  
 72  
 73  
 74  
 75  
 76  
 77  
 78  
 79  
 80  
 81  
 82  
 83  
 84  
 85  
 86  
 87  
 88  
 89  
 90  
 91  
 92  
 93  
 94  
 95  
 96  
 97  
 98  
 99  
 100  
 101  
 102  
 103  
 104  
 105  
 106  
 107  
 108  
 109  
 110  
 111  
 112  
 113  
 114  
 115  
 116  
 117  
 118  
 119  
 120  
 121  
 122  
 123  
 124  
 125  
 126  
 127  
 128  
 129  
 130  
 131  
 132  
 133  
 134  
 135  
 136  
 137  
 138  
 139  
 140  
 141  
 142  
 143  
 144  
 145  
 146  
 147  
 148  
 149  
 150  
 151  
 152  
 153  
 154  
 155  
 156  
 157  
 158  
 159  
 160  
 161  
 162  
 163  
 164  
 165  
 166  
 167  
 168  
 169  
 170  
 171  
 172  
 173  
 174  
 175  
 176  
 177  
 178  
 179  
 180  
 181  
 182  
 183  
 184  
 185  
 186  
 187  
 188  
 189  
 190  
 191  
 192  
 193  
 194  
 195  
 196  
 197  
 198  
 199  
 200  
 201  
 202  
 203  
 204  
 205  
 206  
 207  
 208  
 209  
 210  
 211  
 212  
 213  
 214  
 215  
 216  
 217  
 218  
 219  
 220  
 221  
 222  
 223  
 224  
 225  
 226  
 227  
 228  
 229  
 230  
 231  
 232  
 233  
 234  
 235  
 236  
 237  
 238  
 239  
 240  
 241  
 242  
 243  
 244  
 245  
 246  
 247  
 248  
 249  
 250  
 251  
 252  
 253  
 254  
 255  
 256  
 257  
 258  
 259  
 260  
 261  
 262  
 263  
 264  
 265  
 266  
 267  
 268  
 269  
 270  
 271  
 272  
 273  
 274  
 275  
 276  
 277  
 278  
 279  
 280  
 281  
 282  
 283  
 284  
 285  
 286  
 287  
 288  
 289  
 290  
 291  
 292  
 293  
 294  
 295  
 296  
 297  
 298  
 299  
 300  
 301  
 302  
 303  
 304  
 305  
 306  
 307  
 308  
 309  
 310  
 311  
 312  
 313  
 314  
 315  
 316  
 317  
 318  
 319  
 320  
 321  
 322  
 323  
 324  
 325  
 326  
 327  
 328  
 329  
 330  
 331  
 332  
 333  
 334  
 335  
 336  
 337  
 338  
 339  
 340  
 341  
 342  
 343  
 344  
 345  
 346  
 347  
 348  
 349  
 350  
 351  
 352  
 353  
 354  
 355  
 356  
 357  
 358  
 359  
 360  
 361  
 362  
 363  
 364  
 365  
 366  
 367  
 368  
 369  
 370  
 371  
 372  
 373  
 374  
 375  
 376  
 377  
 378  
 379  
 380  
 381  
 382  
 383  
 384  
 385  
 386  
 387  
 388  
 389  
 390  
 391  
 392  
 393  
 394  
 395  
 396  
 397  
 398  
 399  
 400  
 401  
 402  
 403  
 404  
 405  
 406  
 407  
 408  
 409  
 410  
 411  
 412  
 413  
 414  
 415  
 416  
 417  
 418  
 419  
 420  
 421  
 422  
 423  
 424  
 425  
 426  
 427  
 428  
 429  
 430  
 431  
 432  
 433  
 434  
 435  
 436  
 437  
 438  
 439  
 440  
 441  
 442  
 443  
 444  
 445  
 446  
 447  
 448  
 449  
 450  
 451  
 452  
 453  
 454  
 455  
 456  
 457  
 458  
 459  
 460  
 461  
 462  
 463  
 464  
 465  
 466  
 467  
 468  
 469  
 470  
 471  
 472  
 473  
 474  
 475  
 476  
 477  
 478  
 479  
 480  
 481  
 482  
 483  
 484  
 485  
 486  
 487  
 488  
 489  
 490  
 491  
 492  
 493  
 494  
 495  
 496  
 497  
 498  
 499  
 500  
 501  
 502  
 503  
 504  
 505  
 506  
 507  
 508  
 509  
 510  
 511  
 512  
 513  
 514  
 515  
 516  
 517  
 518  
 519  
 520  
 521  
 522  
 523  
 524  
 525

# **Der Mantelrand der Acephalen.**

## **Dritter Teil.**

**Siphoniata. Epicuticulabildung. Allgemeine  
Betrachtungen.**

Von

**Dr. Bernhard Rawitz,**  
Privatdocenten an der Universität Berlin.

**Hierzu Taf. I—VII und 5 Abbildungen im Texte.**

In der Vorbemerkung zum zweiten Teile dieser Arbeit (Jenaische Zeitschrift Bd. XXIV) habe ich ausgeführt, daß ich im Frühjahr 1888 durch die Munificenz der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin in den Stand gesetzt war, das den folgenden Untersuchungen zu Grunde liegende Material in der zoologischen Station zu Neapel sammeln zu können. Im Laufe der Durcharbeitung ergab sich die Notwendigkeit eines neuen Aufenthaltes an genannter Station, der mir durch die Gewährung eines Stipendium aus der Gräfin Luise Bose-Stiftung seitens der medicinischen Fakultät hiesiger Universität in den Sommerferien von 1890 ermöglicht wurde. Der Fakultät sage ich meinen besten Dank. Vollendet wurde die Arbeit im physiologischen Institut der hiesigen tierärztlichen Hochschule, dessen Mittel Herr Professor MUNK, dem ich dafür zu großem Danke verpflichtet bin, mir bereitwilligst zur Verfügung stellte.

**Berlin, Mai/Juni 1891.**



## Siphoniata.

### V. Lucinacea <sup>1)</sup>.

(Fig. 1—5.)

#### A. Allgemeines.

Aus dieser Ordnung habe ich nur die Arten *Cardita sulcata* LAM., *Astarte fusca* POLI und *Lucina spinifera* TURT. untersucht.

Die Innenfläche der Schale von *Cardita sulcata* hat in ihrem Randteile zahlreiche Rippen, zwischen denen sich Vertiefungen finden, während sie in ihrer ganzen übrigen Ausdehnung glatt ist. In der vorderen und hinteren Partie sind die Rippen kurz und flach, die Vertiefungen daher seicht; der Mitte des Schalenrandes zu sind beide stärker entwickelt. Den Vertiefungen der Schale entsprechen Erhöhungen auf der Außenfläche des Mantelrandes, die mit breiter, durch einen parallel zum Rande gerichteten gelbbraunen Pigmentstreifen kenntlich gemachter Basis entspringen und dreieckige Gestalt haben. Die Spitze des Dreiecks überragt um wenig das Niveau des Mantelrandes. Der Mantel ist von vorn bis nach hinten zu der Stelle, an der das hintere Ende der Kiemen sich findet, offen. Man kann an seinem beim lebenden Tiere orangefarbenen Rande schon mit bloßem Auge zwei deutlich getrennte Falten unterscheiden, von denen die äußere die dreieckigen Verdickungen besitzt. Proximalwärts der inneren, im eigentlichen Rande, erkennt man einen ziemlich breiten Wulst, der in den vorderen Partien nur schwach ausgebildet ist, nach hinten zu allmählich an Ausdehnung zunimmt und dabei gleich-

---

1) Ich bezeichne die einzelnen Ordnungen, welche in diesem Teile wie in den beiden früheren untersucht wurden, mit fortlaufenden Nummern; daher hat die Ordnung der Lucinacea hier eine V. Im übrigen folge ich stets dem System des Handbuches von CARUS-GERSTÄCKER. Darnach gehören die Gattungen *Cardita* und *Astarte* zur Familie der Astartidae und der Ordnung der Lucinacea, und nicht, wie MEYER und MÖBIUS für *Astarte*, CARRIÈRE (Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg, Bd. V, 1882) für *Astarte* und *Cardita* angeben, zur Familie der Cyprinidae. Die Cyprinidae-Glossidae gehören, fide CARUS-GERSTÄCKER, zu den Veneracea. Die Histologie des Mantelrandes spricht für die Richtigkeit der in dem genannten Handbuche gegebenen Einteilung.

zeitig eine der Längsachse der Schale parallele Runzelung zeigt. Entsprechend der Gegend des hinteren Endes der Kiemen sind die Innenfalten der rechten und linken Seite auf eine kurze Strecke verwachsen, um sich dann wieder zu trennen und erst beim Umbiegen zur Rückenfläche des Tieres sich von neuem und nunmehr dauernd zu vereinigen. So entsteht eine kreisförmige Öffnung, die den Analsipho repräsentiert. An demselben finden sich keinerlei Papillen, wie bei den gleichen Gebilden anderer Siphoniaten.

*Astarte fusca* zeigt hinsichtlich des grob wahrnehmbaren Baues ihres Mantelrandes im allgemeinen ein ähnliches Verhalten, wie *Cardita sulcata*. Ein gerunzelter Randwulst fehlt jedoch hier. Vorn ganz schmal beginnend wird der Mantelrand nach hinten zu breiter, um in den hintersten noch vor dem gleich zu erwähnenden Analsipho gelegenen Partien am stärksten zu sein. In den hinteren Dreiviertel seiner Längenausdehnung ist er pigmentiert; das Pigment erscheint auf die Innenfläche beschränkt und ist von schmutziggelber Farbe. Die Bildung des Analsipho, der etwas hinter der Gegend des hinteren Endes der Kiemen sich findet, erfolgt ganz wie bei *Cardita*. Mit dem vorhin erwähnten Auftreten des Pigmentes im Rande erscheinen an dessen innerer Fläche gleichzeitig eigentümliche Gebilde, die bei Betrachtung mit bloßem Auge der Oberfläche ein leicht welliges Aussehen verleihen, bei Lupenvergrößerung als kleine weiße, knopfförmige Erhabenheiten imponieren. In den mittleren und hinteren Partien des Randes sind dieselben in sehr großer Zahl vorhanden und stehen ziemlich dicht bei einander, während sie in den vorderen Regionen ganz fehlen. Im Analsipho finden sich derartige Gebilde nicht vor.

Bezüglich des Mantelrandes von *Lucina spinifera* ist zu bemerken, daß derselbe dem der beiden anderen untersuchten Species dieser Ordnung fast völlig gleicht und sich von dem der *Cardita* nur durch Abwesenheit des Randwulstes, von dem der *Astarte* durch den Mangel jener weißlichen knopfförmigen Erhabenheiten unterscheidet.

### B. Spezielle Beschreibung.

In den histiologischen Einzelheiten weichen die drei Arten in wesentlichen Punkten voneinander ab, so daß jede für sich beschrieben werden muß.

*Cardita sulcata*. Untersucht man eine vom lebenden Tiere abgeschnittene kleine Partie des Mantelrandes frisch in See-

wasser, so erkennt man, daß die Oberfläche mit einem wimperlosen Epithel bedeckt ist; nimmt man dagegen ein Stück von der Gegend des Randwulstes, so findet man deutlichen Cilienbesatz. In dem ersten Stücke wird der freie Saum der Epitheldecke überragt von schmalen, bei schwacher Vergrößerung homogen erscheinenden, leicht glänzenden Stacheln, welche in dem vom Randwulste stammenden Stücke zwischen den Wimpern sichtbar sind, keine Eigenbewegung besitzen, sondern in dem Wimperstrome träge hin und herschwanken. Die indifferenten, etwas gelblich aussehenden Zellen, seien sie bewimpert oder wimperlos, sind cylindrische Gebilde mit basaler wurzelförmiger Ausfaserung. Die Stacheln, die sich bei Anwendung stärkerer Linsen oder nach geeigneter Maceration als ein schwaches Bündel feiner Borsten präsentieren, sitzen auf Zellen auf, die in jeder Hinsicht dem von FLEMMING in seiner ersten Arbeit über Molluken (14)<sup>1)</sup> aufgestellten Schema der Sinneszelle (Pinselform) entsprechen. Man trifft also an ihnen ein mit Borsten besetztes Köpfchen, einen schmalen langen Hals und eine spindelförmige, basale, im subepithelialen Gewebe wurzelnde Verbreiterung, die kernhaltig ist und in eine feine variköse Nervenendfaser übergeht. Dies sind also die Sinneszellen im Mantelrande dieser Species. In der vom Randwulste abgetragenen Partie sieht man reichlich an der Schnittstelle, spärlicher aber doch sehr deutlich durch die Epitheldecke hindurch etwas zähflüssige Massen in Form kleiner Tropfen austreten, die einen matten Glanz besitzen und nach kurzer Zeit in dem zur Beobachtung verwendeten Seewasser konfluieren.

Schnittpräparate lehren folgendes:

Der Rand geht in drei Falten aus, von denen die beiden inneren der bei makroskopischer Betrachtung einheitlich erscheinenden inneren entsprechen. Die innerste Falte ist auf dem Schnitte von kegelförmigem Aussehen und ist stets die kleinste, während die mittlere und äußere Falte, zwischen denen die Epicuticula entsteht, an Größe abwechseln. Und zwar so, daß, wenn die in der allgemeinen Beschreibung erwähnte dreieckige Erhöhung der Außenfläche vorhanden ist, die Außenfalte, wenn sie fehlt, die Mittelfalte die höhere von beiden ist. Letztere hat im Schnitte <sup>2)</sup>

---

1) Die Zahl hinter den Namen weist auf das dem ersten Teile beigegebene Literaturverzeichnis hin.

2) Die Schnittrichtung durch den Mantelrand war stets so gewählt, daß seine Innen- wie Außenfläche gleichzeitig im mikroskopischen Bilde vorhanden waren: also quer zur Längsachse des Tieres.



stets handschuhfingerförmige Gestalt, während die Form der Außenfalte durch das abwechselnde Auftreten und Verschwinden der dreieckigen Erhöhung eine sehr variable ist. Gegen den Wulst hin findet sich eine meist seichte, selten tiefe Einziehung, welche somit die Falten- und die Wulstregion des Randes trennt. Hier in dieser Gegend liegt in später zu beschreibender Weise der Ringnerv des Mantels. Es ist das derjenige Nerv, welcher in den hinteren Partien eine Fortsetzung des DUVERNOY'schen „palléal postérieur“, in den vorderen eine Fortsetzung des äußeren Astes des „palléal antérieur“ ist, aus deren beider Vereinigung er entsteht.

Das Epithel der Falten nach innen von der Epicuticula und das der Innenfläche des Randes besteht aus etwa  $16,2\ \mu$  hohen und  $5,4\ \mu$  breiten Cylinderzellen, welche im Wulste  $3,6\ \mu$  hohe Wimpern besitzen. Zwischen denselben sind die Sinneszellen als ganz schmale Gebilde von höchstens  $1,8\ \mu$  Breite zu sehen, deren Kern im Gegensatze zu dem der indifferenten Zellen, welcher ein deutliches Gerüst zeigt und blaß ist, stets sehr dunkel gefärbt, homogen und stäbchenförmig erscheint. Die basale Grenze des Epithels gegen das subepitheliale Gewebe ist undeutlich. An der Außenfalte sind die Epithelzellen etwa  $30\ \mu$  hoch, um dann gegen die Außenfläche des Randes an Höhe allmählich bis zu dem Maße von  $8\ \mu$  abzunehmen. Im eigentlichen Rande aber ist das Außenepithel wieder anders geartet. Es färbt sich zunächst viel intensiver, als das Epithel der übrigen Regionen, ist etwa  $25\ \mu$  hoch,  $4\ \mu$  breit und besitzt ovale, basal gelegene Kerne, die ganz homogen erscheinen. Die einzelnen Zellen sind sehr scharf gegeneinander konturiert und durch eine deutlich ausgeprägte Linie basalwärts gegen das subepitheliale Gewebe abgesetzt. Gegenüber dem proximalen Kontur des inneren Randwulstes wird dann das Epithel der Außenfläche von neuem niedrig, etwa  $7\ \mu$ , und behält dieses Maß nunmehr auf der ganzen Fläche bei. Gleichzeitig bleibt der Zelleib in den verschiedensten der angewendeten Farbstoffe fast völlig farblos.

Das gleiche Verhalten, wie der Rand, bietet im mikroskopischen Bilde der Analsipho dar, sowohl hinsichtlich der Falten als auch in betreff der Epithelzellen.

PATTEN (32) giebt in seiner oft citierten und kritisierten Arbeit an, daß bei *Cardita sulcata* Ommatidien vorkommen. Er findet nahe am oralen Ende des Mantelrandes fünf bis sechs breite, pigmentierte Flecken, deren Centrum dunkelbraun, fast

schwarz, deren Peripherie blasser ist. In diesen Pigmentstellen, wo der cuticulare Saum des Epithels besonders dick, aber nicht facettiert sein soll, „one may see numerous, scattered ommatidia, consisting of four or five dark-colored cells arranged around a single, central one, two of which are often situated close together“ (p. 614 l. c.). Es war mir während des letzten wie während des vorigen Aufenthaltes in Neapel an den zahlreichen mir zur Verfügung stehenden Exemplaren dieser Species absolut unmöglich, die PATTEN'schen Pigmentflecken wiederzufinden. Da außerdem im Schnitte — PATTEN hat von dieser Species keine Schnitte angefertigt — nicht die geringste Andeutung von Ommatidien zu sehen ist, vielmehr auch im vorderen Abschnitte des Mantelrandes die Epitheldecke dasselbe harmlose und wenig interessante Aussehen darbietet, wie in allen übrigen Partien, so halte ich mich für berechtigt, die PATTEN'sche Angabe als durchaus irrig zu bezeichnen.

Von physiologisch und histiologisch größtem Interesse sind die sekretorischen Gebilde im Mantelrande. In vier Formen erscheinen dieselben. Erstens als Drüsen, welche in der Mittelfalte vorkommen und an deren Innenfläche münden (Fig. 1 *md*), sowie als Drüsen gleichen Charakters, welche an der Innenfläche distalwärts vom Randwulste bis zur Innenfalte sich finden. Zweitens als amorphe Sekretmassen, welche im Randwulste vorhanden sind oder vielmehr den Randwulst bilden (Fig. 2 *gd*). Drittens trifft man Drüsen von eigentümlichem Habitus in der Außenfalte (Fig. 3 *gd*) und endlich viertens sind zu den sekretorischen Gebilden noch Becherzellen zu rechnen, die im Epithel des Randwulstes und proximalwärts von demselben bis in die Innenfläche des eigentlichen Mantels zu sehen sind (Fig. 2 *be*).

Über die Drüsen, welche der Mittelfalte angehören, ist folgendes festzustellen (Fig. 1 *md*). Dieselben sind, soweit sie in der Substanz der betreffenden Falte liegen, schmale aber lange Gebilde, deren Körper, da die Falte sehr schmal ist, oft bis in die Nähe des Epithels der Außenfläche derselben reicht. Ist im Schnitte der Ausführungsgang mit dem Drüsenkörper, als dessen direkte Fortsetzung er zu betrachten ist, in Verbindung, dann haben die Gebilde flaschenförmige Gestalt; ist der Ausführungsgang nicht mitgetroffen, dann ist die Form eine ganz unregelmäßige. Der Ausführungsgang ist sehr lang, er schlängelt sich in den verschiedensten Windungen durch das Gewebe und dringt zwischen die Epithelzellen der Innenfläche hinein, hier durch inter-

epitheliale Lücken sein Sekret ergießend (Fig. 1). Tropfen des Sekretes sieht man zum Teil noch zwischen den Epithelzellen stecken, zum Teil über dieselben hinausragen. Die Hauptmasse der Drüsen steckt an der Basis der Falte und reicht ziemlich tief in die Substanz des eigentlichen Randes hinein. Während in der Falte die Drüsen sich deutlich als einzellige Gebilde präsentieren, sind sie an deren Basis so zahlreich und zugleich so eng gepackt, daß, trotz der gut wahrnehmbaren Kerne (Fig. 1) kaum die Grenzen der einzelnen Zellen zu erkennen sind, die Gesamtheit vielmehr den Eindruck eines einheitlichen Drüsenpaketes mit zahlreichen Ausführungsgängen hervorruft. Diese letzteren führen alle zum Epithel der Innenfläche der Mittelfalte. Bei Anwendung basischer Anilinfarben, besonders des Bismarckbrauns, erkennt man zwei Hauptnuancen der Tinction. Es erscheint nämlich ein Teil der Drüsen hellbraun, von fast homogener Beschaffenheit (Fig. 1), während ein anderer Teil tief dunkelbraun, fast schwarz aussieht. Drüsen der letzteren Art zeigen zuweilen ihren Inhalt wie in einzelne Schollen zerfallen. Die Ausführungsgänge sind stets dunkelbraun tingiert, ihr Inhalt besteht aus zahlreichen kleinen, dicht gedrängten Tropfen. (In der Abbildung (Fig. 1) sind diese Verhältnisse nicht wiedergegeben; die geschilderten Einzelheiten sind nur bei Anwendung starker Systeme zu erkennen.) Zwischen den beiden erwähnten Extremen finden sich nun Übergänge in der Färbung. Es sind daher die beiden Hauptnuancen als das Anfangs- bez. Endstadium der Drüsenenthätigkeit anzusehen, und zwar die dunkelbraune Nuance — ich gehe hierbei von den mit Bismarckbraun gefärbten Präparaten aus —, weil die Ausführungsgänge dieselbe fast ausschließlich zeigen, als das End- oder sekretgefüllte, die hellbraune als das Anfangs- oder sekretleere Stadium. Im Verlaufe der Drüsenenthätigkeit geht sonach mit der chemischen Umbildung des Zellplasma auch eine Veränderung im tinctorialen Verhalten einher, insofern die in der Ruhe nur in geringem Grade vorhandene Neigung zu der basischen Anilinfarbe sich mit der Thätigkeit allmählich steigert, um schließlich die vorhin beschriebenen Bilder zu liefern. Aus dieser Neigung der sekretgefüllten Drüse zu dem Farbstoffe läßt sich aber auch ein Schluß auf die physiologische Bedeutung des Drüsenproduktes ziehen. Aus Gründen, die ich im zweiten Teile (p. 23/24 des Sonderabdruckes) auseinandergesetzt habe, sind die Drüsen, mit denen wir es hier zu thun haben, Mucindrüsen.

Die Drüsen auf der Innenfläche, distalwärts vom Randwulste, liegen nicht so massenhaft beisammen, wie die der Mittelfalte, sind aber sonst, sowohl hinsichtlich des histiologischen Verhaltens wie ihrer physiologischen Wertigkeit, mit jenen in vollkommener Übereinstimmung.

Die amorphen Sekretmassen, welche den Randwulst bilden, haben sich mit Bismarckbraun hellgelbbraun tingiert und zeigen zu gleicher Zeit einen eigentümlichen matten Glanz. Infolge der coagulierenden Wirkung der Fixierungs- und Härtingsflüssigkeiten erscheinen sie im mikroskopischen Bilde entweder als große unregelmäßig gestaltete Schollen oder als kleine, mehr oder weniger dicht gepreßte Krümel (Fig. 2 *gd*). Die Erhärtung macht diese Massen so spröde, daß sie beim Schneiden — nach Paraffindurchtränkung — knirschen, sehr brüchig sind und daher meist aus dem Schnitte herausfallen, oder daß der Schnitt auch bei schonendster Vornahme der zur Färbung nötigen Manipulationen leicht zerreißt. Diese amorphen Massen — amorph, weil sie nicht als histiologisch differenzierte Drüsen erscheinen — liegen in Nestern der Bindesubstanz des Wulstes (Fig. 2 *gd*). Das Bindegewebe bildet nämlich Maschen von verschiedener, meist beträchtlicher Größe, welche die Sekretmassen beherbergen. Die Maschen sind alle längsoval, die Richtung des großen Durchmessers derselben geht vom Innenepithel zur Außenseite — ohne diese zu erreichen — also quer zur Längsrichtung des Wulstes. Sie werden von zarten Bindegewebslamellen gebildet, die auf dem Schnitte als Fibrillen imponieren und einen leicht geschlängelten Verlauf haben (Fig. 2). In der Wand der Lamellen trifft man spärliche Kerne, die, wenn sie von der Seite gesehen werden, als stäbchenförmige Gebilde, wenn von der Fläche, als ovale sich darstellen; die Kerne, die sich ziemlich intensiv färben, sind also platt gedrückte Ovoide. Sind die Maschen von den Sekretmassen ausgefüllt, was man aus den oben angeführten Gründen nur selten zu sehen bekommt, dann erkennt man, daß die Bindegewebskerne gegen die Massen leicht prominieren. Alle Maschen stehen untereinander in ausgiebiger Kommunikation und so bildet der Randwulst, als Ganzes betrachtet, eine einzige sehr ausgedehnte Drüse. Die Entleerung des Sekretes geschieht durch interepitheliale Lücken, nicht aber durch Vermittelung der später noch zu erwähnenden, hier sich vorfindenden Becherzellen (Fig. 2). Daß es sich bei diesen Massen wirklich um ein flüssiges Sekret handelt, dafür ist meines Erachtens die am lebenden, abgeschnittenen

Stücke leicht anzustellende und oben mitgeteilte Beobachtung voll beweisend. Diejenigen Gebilde, durch deren Thätigkeit dieses massenhafte Sekret geliefert wird, sind die FLEMMING'schen Zellen der Bindesubstanz. Dieselben trifft man bald isoliert, bald zu mehreren in einer entsprechend großen Masche. Ihr Protoplasma ist außerordentlich zart und zeigt ein nur geringes Färbungsvermögen, die Kerne sind stets blaß tingiert und bedeutend größer, als die der Bindesubstanz. In den sekretgefüllten Maschen findet man in seltenen Fällen als Reste dieser Zellen leicht geschrumpfte, von nur wenig Zellsubstanz umgebene Kerne, die in die Wand gedrückt sind und von den Bindegewebskernen nur durch ihre differente Färbung sich unterscheiden. Meistens, wie auch in der beigegebenen Abbildung (Fig 2) sind diese Reste nicht mehr erkennbar. Übergänge zwischen den FLEMMING'schen Zellen und den sekretgefüllten Maschen, welche die physiologische und histiologische Zusammengehörigkeit beider darthun, sind, wenn auch nicht allzureichlich, anzutreffen. Man sieht nämlich Maschen, in welchen außer den genannten Zellen sich spärliche Sekretröpfchen finden, Maschen, in denen das Sekret reichlicher, die Zellen aber noch immer deutlich sind, bis schließlich das geschilderte Extrem der sekretgefüllten Bindegewebsmasche erreicht ist.

Die dritte Form, in der im Rande das Sekret erscheint, sind die eigentümlichen Drüsen der Außenfalte (Fig. 3). Dieselben finden sich, wenn die Falte in ihrer vollen Ausdehnung im Schnitte getroffen ist, besonders an der Innenfläche, münden also, und zwar durch interepitheliale Lücken (Fig. 3), gegen die Epicuticula; die Spitze der Falte ist stets sekretfrei. „Eigentümlich“ nannte ich diese Drüsen. Man sieht nämlich ein eigentliches Drüsenplasma an ihnen nicht, sondern findet nur sehr große, nach Färbung in Bismarckbraun hellbraune, ovale oder kreisrunde Konglomerate von Tropfen. Dieselben liegen alle in ziemlicher Nähe des Epithels (Fig. 3 *gd*). Nur selten sind in ihnen kleine Kerne zu erkennen. Sehr viel spärlicher trifft man diese Tropfenkonglomerate auch in der Nähe des Epithels der Außenfläche der Falte und ebenso in der Außenfläche des Randes. Es ist an diesen Gebilden ganz außerordentlich schwer zu entscheiden, ob sie aus nur einer, ob aus mehreren Zellen bestehen. Aus dem Umstande, daß man fast in jedem dieser Tropfenkonglomerate, die sich übrigens als ziemlich scharf konturiert darstellen, wenn überhaupt, mindestens zwei, meist mehr Kerne findet, glaube ich den Schluß

ziehen zu dürfen, daß wir es hier mit mehrzelligen Drüsen zu thun haben.

Die Becherzellen endlich, deren Vorkommen im Epithel des Randwulstes (Fig. 2 *be*) schon erwähnt wurde, färben sich, wie die Drüsen der Innenfläche und der Mittelfalte, in Bismarckbraun intensiv dunkelbraun. Ihre Gestalt entspricht dem Schema der Becherzellen in allen Stücken. Im sekretgefüllten Zustande also sind sie ei- oder becherförmig (Fig. 2 *be*) und haben die indifferenten Nachbarzellen beiseite gedrängt; dabei sind die Wimpern über der gefüllten Theca vorhanden. Der Kern der Zellen, von einem bei schwachen Vergrößerungen nicht wahrnehmbaren Reste von Protoplasma umgeben, ist durch das Sekret ganz basal gequetscht (Fig. 2 *be*). Im sekretleeren Zustande gleichen sie den indifferenten Wimperzellen so, daß sie von ihnen nicht zu unterscheiden sind. Mit den unter ihnen gelegenen amorphen Sekretmassen des Randwulstes stehen sie in keiner Verbindung.

Im Analsipho kommen von sekretorischen Gebilden nur amorphe Sekretmassen, aber in zwei scharf geschiedenen Formen vor. Die eine Form findet sich in den Innenflächen der Falten und zwar als Massen außerordentlich kleiner Tropfen, welche dicht gedrängt in den Maschen der Binde substanz liegen. Die andere Form besteht aus verstreut stehenden Tropfenkonglomeraten, die nach der Außenfläche zu münden und denen gleichen, die man in der Außenfalte und -fläche des Randes antrifft.

Es wurde schon erwähnt, daß die in der Mittelfalte und der Innenfläche des Randes zu beobachtenden Drüsen sowie die Becherzellen sich in Bismarckbraun intensiv dunkelbraun färben, was auf eine Mucin bereitende Funktion<sup>o</sup> dieser Gebilde schließen ließ. Dieser Schluß wird bestätigt, wenn man noch andere Tinctionen als die genannte wählt. In Orange-Hämatoxylin, in Eosin-Hämatoxylin werden die Drüsen veilchenblau, in dem Dreifarben-gemisch von EHRLICH-BIONDI pfaublau: das ist eine ganz exquisite Mucinreaktion. Die amorphen Sekretmassen des Wulstes und der Innenflächen der Analsiphofalten haben in den zuletzt genannten drei Tinctionsmitteln einen leuchtend orangenen, bez. flammendroten oder hochroten (Fig. 2 *ga*) Farbenton angenommen. Die Drüsen oder Tropfenkonglomerate der Außenfalte des Randes, der Außenfläche und des Sipho sind in Orange- oder Eosin-Hämatoxylin viel intensiver gelb bez. rot gefärbt, als die Massen des Wulstes; im EHRLICH-BIONDI'schen Farbungemisch überwiegt der orangene Ton (Fig. 3 *ga*).



Aus Gründen, die ebenfalls bereits im zweiten Teile der Arbeit auseinandergesetzt wurden, weist diese tinctoriale Eigenheit, welche die amorphen Massen des Randwulstes zeigen, darauf hin, daß wir es hier mit einem eiweißähnlichen Sekrete zu thun haben. Da nun diese Massen sowohl in ihrer histiologischen Erscheinung wie in ihrem mikrochemischen Verhalten völlig denen gleichen, die wir im Mantelrande von *Pectunculus glycimeris* und *Arca diluvii* kennen gelernt haben, so wird hier ihre physiologische Bedeutung dieselbe sein, wie dort; die amorphen Sekretmassen sind demnach Giftmassen und der innere Randwulst repräsentiert eine große Giftdrüse. *Cardita sulcata* hat einen Mantelrand, der jeglicher specieller Sinnesorgane entbehrt, er ist nichts als eine tactil empfindliche schmale Fläche. Nur dann also kann diese Muschel ihr feindliche oder schädliche Objekte wahrnehmen, wenn deren Anwesenheit ihr durch Berührung zur Kenntnis gebracht wird. Jede Berührung aber löst eine Kontraktion des Mantelrandes aus, die sich in einer Runzelung seiner Oberfläche äußert. Mit der Kontraktion wird gleichzeitig Sekret aus dem Randwulste gepreßt — davon kann man sich in geeigneter Weise am lebenden Tiere überzeugen — und somit ist die Möglichkeit gewährt, daß durch dessen chemische Eigenschaften lebende Feinde vernichtet, durch seine Massenhaftigkeit anorganische Partikel eingehüllt und unschädlich gemacht werden.

Stellt so der Randwulst ein zur Verteidigung geeignetes Organ dar, so wird man diese Funktion für die Tropfenkonglomerate in der Außenfalte und der Außenfläche nicht annehmen dürfen, schon aus dem Grunde nicht, weil sich dieses Sekret in den Raum zwischen Epicuticula und Schale entleert. Vielleicht dient dasselbe dazu, in gewissem Grade die Kontraktionsbewegungen, i. e. die Runzelungen des Mantelrandes, welche derselbe nach Berührungen ausführt, zu erleichtern, wie ich dies im zweiten Teile für die in gleicher Gegend sich findenden Mucindrüsen der Arcaceen als sehr wahrscheinlich hinstellte (cfr. l. c. p. 26 des Sonderabdruckes). Vielleicht aber auch trägt dies Sekret zur Bildung der Schale selber mit bei. Eine präzise Entscheidung wage ich hier nicht zu treffen.

Schwer verständlich ist für mich die Bedeutung, welche die Mucindrüsen in den Falten und die Becherzellen des Randwulstes besitzen. Nach dem Orte des Vorkommens dieser Gebilde muß sich ihr Sekret mit dem viel massenhafteren des Randwulstes mischen, kann also eine spezifische Wirkung kaum entfalten.

Vielleicht bewirkt es eine Verdünnung der zähflüssigen giftigen Massen.

Die Muskulatur des Randes zerfällt in Längs- und Quermuskeln, wobei ich die zufolge der gewählten Schnittrichtung — quer zur Längsachse des Tieres — quergetroffenen als Quermuskeln, die längsgetroffenen als Längsmuskeln betrachte; jene ziehen von vorn nach hinten, diese von oben nach unten. Die Längsmuskeln finden sich als massiges Bündel dicht unter dem Epithel der Außenfläche, so daß der Randwulst nach innen von ihnen gelegen ist. Dies Bündel teilt sich in zwei Hauptzüge, von denen der äußere zur Außenfläche der Außenfalte, der innere zur Innenfläche der Außenfalte und zu den beiden anderen Falten geht. In denselben lösen sich die Muskelbündel in einzelne Fasern auf, welche zum Teil der Spitze der Falten zustreben, zum Teil sich in die Nähe der Epithelzellen begeben, wo sie in einer nicht weiter erkennbaren Weise enden. Von der Hauptmasse gehen zahlreiche, aber nicht besonders gruppierte Fasern zur Innenfläche des Wulstes hin und durchsetzen so die amorphen Sekretmassen. Die Kontraktion dieser Fasern bewirkt offenbar die Entleerung des Sekretes. Die Quermuskeln trifft man als kompakte Masse distalwärts des Randes am Epithel der Innenfläche bis in die Innenfalte hinein. Die Mucindrüsen des Randes liegen zwischen ihnen und dem Epithel.

Was schließlich die Innervation anlangt, so finden wir den Ringnerven gegenüber der die Falten- und Wulstregion trennenden Einziehung in einer Entfernung von etwa 0,2 mm von der Innen- und von 0,5 mm von der Außenfläche. Er hat kreisrunden oder elliptischen Querschnitt, besitzt zahlreiche polyclone Ganglienzellen, welche fast ausschließlich in seiner Peripherie gelegen sind, und giebt zahlreiche zarte Aste zu den Falten ab, die in deren Achse verlaufen und die einzelnen Endfibrillen zu den Pinselzellen entsenden.

*Astarte fusca*. Der Rand geht, wie das mikroskopische Schnittbild lehrt, in drei Falten aus. Von diesen ist die innerste die kleinste, während mittlere und äußere an Größe einander gleichen; nur selten überragt die Mittelfalte (Fig. 4). Die Gestalt der Innenfalte, die etwa 0,2 mm tiefer steht als die übrigen Falten, ist im Schnitte warzenähnlich, die Mittelfalte hat fingerförmige, die Außenfalte etwa konische Gestalt; zwischen den beiden letzteren entsteht die Epicuticula (Fig. 4 *cu*). Das Epithel der Innenfalte



besteht aus Cylinderzellen, welche große ovale und basal gelegene Kerne besitzen; es hat an der Außenfläche der Falte einen sehr schwachen, an der Innenfläche einen etwas stärkeren cuticularen Saum. Innen geht es kontinuierlich in das gleich geartete Epithel der Innenfläche über. In den Zellen dieser Regionen findet sich ein spärliches braungelbes oder schmutzigbraunes Pigment (Fig. 4 u. 5), das aus kleinen Körnern besteht, welche distal vom Kern liegen. Wimpern habe ich an den Epithelzellen nicht wahrnehmen können. Zwar habe ich keine Macerationspräparate anfertigen können, weil das Material dazu zu spärlich war — im ganzen standen mir nur zwei Exemplare dieser im Neapeler Golfe, wie es scheint, sehr seltenen Art zur Verfügung —, ich kann daher die Wimperlosigkeit dieser Zellen nicht absolut sicher behaupten. Andererseits aber wäre es sonderbar, daß die zur Fixierung verwandte Pikrinsalpetersäure, welche sonst die Wimpern gut erhält, gerade hier dieselben sollte zerstört haben. Es ist somit die Wimperlosigkeit aller Randepithelien höchst wahrscheinlich. Die Sinneszellen sind sehr schmale Gebilde und zeichnen sich deutlich von den indifferenten aus; ihre Zahl ist relativ gering. Die Epithelzellen der Innenfläche der Mittelfalte gleichen denen der bisher besprochenen Regionen durch ihren Pigmentgehalt; ihre Gestalt ist eine kubische. Die Epithelzellen der Außenfläche dieser Falte sind an der Epicuticulabildung beteiligt; das an ihnen zu beobachtende Detail soll daher erst besprochen werden, wenn ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Epicuticulabildung schildern werde. An der Außenfalte sind die Epithelzellen niedrig, fast platt, ohne cuticularen Saum und ohne Pigment und zeigen dies Verhalten auch an der Außenfläche des Randes.

Der Siphon unterscheidet sich vom Rande nur durch Abwesenheit der kleinen inneren Falte und der gleich zu beschreibenden Drüsen, stimmt mit ihm aber hinsichtlich seiner Epithelzellen vollkommen überein.

Ich komme zu den sekretorischen Gebilden, die sich in zweierlei Formen im Mantelrande dieser Species vorfinden.

Die erste Form wird repräsentiert von Drüsen, die aus einem einzigen Acinus bestehen (Fig. 5). In der Mitte des Randes nämlich wie besonders in dessen hinteren Partien finden sich in sehr großer Zahl Gebilde vor, die auf einem Schnitte durch ihre Mitte als Epitheleinsenkungen mit schmalem Halse erscheinen (Fig. 4 *ad*). Verfolgt man sie in der Serie, so stößt man zunächst auf einen rundlichen Zellhaufen, der vom Epithel der Innenfläche der

Mittelfalte, selten der Innenfalte, mehr oder weniger entfernt in die Substanz der Falte eingebettet ist. Allmählich, je weiter man kommt, öffnet sich der Zellhaufen, indem in seinem Centrum und an der zur Epitheldecke gerichteten Stelle die Zellen schwinden, während gleichzeitig das Faltenepithel sich einstülpt. Genau in der Achse findet man die erwähnte nach der Innenfläche der Mittelfalte mit enger Öffnung versehene Einsenkung (Fig. 4 *ad*) um dann in derselben Weise, in der man es auftreten sah, das Gebilde wieder verschwinden zu sehen. Wie das noch zu erörternde histiologische Verhalten der diese Bildungen zusammensetzenden Zellen beweist, haben wir es hier mit Drüsen zu thun, die an ihrem kurzen und schmalen Ausführungsgange etwa wie eine Beere an ihrem Stiele sitzen; jede einzelne Drüse gleicht einem Acinus. In den vorderen Randpartien und im Siphon fehlen sie gänzlich, in der übrigen Ausdehnung des Mantelrandes stehen sie ziemlich dicht, doch ist nie mehr als eine Drüse auf einmal im Schnitte zu treffen. Die eine Drüse muß erst verschwunden sein, ehe eine zweite auftreten kann. Zuweilen hat es allerdings den Anschein, als ob zwei Drüsen gleichzeitig vorkämen; doch giebt die Serie hierüber bald Klarheit, indem sich zeigt, daß die scheinbaren zwei Acini schon im nächsten Abschnitte ineinander fließen. Die Täuschung ist wohl darauf zurückzuführen, daß der ziemlich große Acinus nicht gerade ausgestreckt, sondern etwas gebogen in der Substanz der Falte lag. Der Dickendurchmesser der Drüsen, wie er sich aus der Anzahl der Schnitte berechnen läßt, in welchen man sie trifft, ist ein sehr variabler. Ich fand Drüsen in 4, 5, 7, 8, 11, 22 und 30 Schnitten; da nun die Schnittdicke ausnahmslos  $5\ \mu$  betrug, so ergibt sich ein Minimum von  $20\ \mu$ , i. e. 0,02 mm und ein Maximum von  $150\ \mu$  i. e. 0,15 mm, also ein Schwanken innerhalb ziemlich weiter Grenzen. Je geringer der Dickendurchmesser, desto flacher ist die Einsenkung, d. h. desto geringer ist die Tiefe der Drüsen, desto mehr ist also im Minimum eine bloße Einbiegung der Epitheldecke vorhanden. Je größer dagegen die Dicke, desto größer die Tiefe, um so mehr handelt es sich um eine mit engem Eingange versehene Epitheltasche. Nicht gleichen Schritt mit Tiefe und Dicke hält das Lumen der Drüse. Um zwei Beispiele anzuführen. Eine Drüse mittlerer Dicke, etwa von 0,04 mm Durchmesser hatte eine Tiefe von  $56\ \mu$  und eine Weite von  $36\ \mu$ ; eine andere, die zu den größten überhaupt vorhandenen gehörte — ihr Dickendurchmesser betrug 0,15 mm — hatte eine Tiefe von  $108\ \mu$  und eine Weite

von 54  $\mu$ . Während also die Tiefe nahezu das Doppelte bei der zweiten betrug, waren die Lumina der beiden Drüsen nur wenig verschieden. Der Hals der ersten Drüse war 12  $\mu$ , der der zweiten 24  $\mu$  lang. Nach dem Lumen der Drüse hin konvergieren die Drüsenzellen, die durchschnittlich eine Länge von 22  $\mu$  besitzen. Soviel erkennt man, wenn man mittlere Vergrößerungen benützt; ein sehr interessantes Detail wird bei Anwendung stärkster Systeme enthüllt. Die beiden Teile der Drüsen, Hals und Körper, haben ein in einfacher Schicht angeordnetes Epithel, das auf einer äußerst zarten strukturlosen Tunica propria aufsitzt. (Der Hals ist übrigens nicht immer deutlich ausgebildet (Fig. 5).) Der cuticulare Saum des indifferenten Faltenepithels setzt sich eine kurze Strecke auf die Zellen des Drüsenhalses fort, welche jenen völlig gleichen, fehlt aber an den Zellen des Drüsenkörpers. Diese letzteren haben basal gelegene große, kreisrunde Kerne, die sich intensiv färben, deutliche Nucleoli und zahlreiche Granulationen enthalten (Fig. 5). Um die Kerne herum ist das Plasma sehr zart granuliert — die folgend geschilderten Einzelheiten sind in Figur 5 zu erkennen — oder vielmehr es bildet ein außerordentlich enges Netzwerk, dessen Stränge sehr fein sind. Nach dem Lumen zu erhält es ein schaumiges Aussehen. Es geschieht das so, daß die Plasmastränge durch das Auftreten von Vakuolen ineinander fließen, dadurch selber massiger erscheinen, infolge jener Höhlenbildung auseinander gedrängt werden und nun ein neues Netzwerk bilden, das von dem vorigen aber durchaus verschieden ist. Das im basalen Teile der Zellen gelegene Netzwerk wird durch die Filarsubstanz gebildet, das im schaumigen Abschnitte sich findende besteht aus Filar- und Interfilarsubstanz. Die von diesen letzteren Strängen gebildeten Maschen öffnen sich alle in das Lumen des Drüsenkörpers. In großen Drüsen, in welchen das schaumige Aussehen der Drüsenzellen viel deutlicher ist, als in kleinen, trifft man dann noch eine Erscheinung, die an den kleinen fast durchgängig zu vermissen ist. Man sieht nämlich in den Vakuolen bald in größerer bald in geringerer Menge Tropfen liegen, die sich etwas intensiver färben, als die die Vakuolen begrenzenden Plasmastränge. Nicht alle Zellen derselben Drüse haben gleiche Größe; man trifft vielmehr einige an, welche nur den um den Kern gelegenen Plasmahof besitzen, während ihnen der schaumige Teil fehlt. Offenbar sind das solche Drüsen, die ihre sekretorische Thätigkeit beendet haben, d. h. solche, deren Plasma zum größten Teile in flüssiges Sekret umgewandelt

und so in das Lumen der Drüse entleert worden ist. Diese müssen sich nunmehr durch eine regenerative Thätigkeit des erhalten gebliebenen Zellrestes von neuem zur Ausübung ihrer Funktion geschickt machen. Ein Ersatz nämlich der erschöpften Drüsenzellen von außen her, etwa durch Umwandlung von eingewanderten Binde substanzzellen, findet sicher nicht statt, denn nichts deutet auf einen solchen Vorgang hin, und für eine völlige Neubildung der sekretorischen Elemente fehlt in den Drüsen das Material.

Das tinctoriale Verhalten dieser Drüsenzellen ist folgendes: In Bismarckbraun färbt sich das den Kern umgebende Plasma gelbbraun, die Plasmastränge des schaumigen Abschnittes sind blasser, während die Tropfen in den Vakuolen ungefärbt bleiben. In Orange-Hämatoxylin ist die Färbung eine blaßgelbe, im EHRlich-BIONDI'schen Farbungemisch werden Plasmastränge und Tropfen rot.

Die zweite Form, in der die sekretorischen Elemente im Mantelrande der Astarte anzutreffen sind, kommt in der Substanz der Falten nicht vor, sie findet sich vielmehr nur im Rande und zwar entweder in der Medianlinie (Fig. 4 *sd*) oder dem Epithel der Außenfläche genähert. Dieselbe wird repräsentiert durch einen zu einem einheitlichen Gebilde vereinigten Komplex von Drüsenzellen. Die Gestalt der Drüsen ist eine längliche; die einzelnen Zellen liegen dicht bei einander, sind von rundlicher Form und enthalten einen meist central gelegenen kleinen Kern. Der allen Zellen des Komplexes gemeinsame Ausführungsgang strebt zur Mittelfalte in die Nähe des vorhin beschriebenen Acinus und mündet distal von ihm an der Innenfläche der Mittelfalte (Fig. 4 *sd*). Indessen findet sich keine besonders differenzierte Drüsenmündung, sondern es zerspaltet sich der Ausführungsgang, der nichts weiter ist als die direkte Fortsetzung sämtlicher Drüsenzellen, in der Nähe des Epithels in feinste Ästchen, von denen jeder für sich durch eine interepitheliale Lücke sein Sekret nach außen führt. Es ist dies Verhältnis übrigens sehr schwer zu sehen, weil in der Nähe des isolierten Acinus der Ausführungsgang aus der Ebene des Drüsenkörpers herausbiegt. Man trifft daher im Schnitte von ihm nur noch Bruchstücke an, deren Beziehungen zu den Drüsen sich selten genau feststellen lassen. Die Drüse, die einer Membrana propria entbehrt, gleicht, wenn sie in ihrer vollen Ausdehnung zu sehen ist, einer MEIBOM'schen Drüse aus dem Augenlide eines Säugers auffallend (Fig. 4 *sd*).

Die Drüsenzellen erscheinen bei Anwendung stärkster Vergrößerungen wie ein Konglomerat sehr kleiner außerordentlich dicht stehender Tropfen, die sich in Orange-Hämatoxylin oder in EHR-  
LICH-BIONDI'schem Farbgemisch leuchtend orange bez. rubinrot gefärbt haben, also das gleiche tinctoriale Verhalten zeigen, wie die amorphen Massen im Randwulste von Cardita.

Die isolierten Acini und diese vielzelligen Drüsen sind es, welche die in der allgemeinen Beschreibung erwähnten weißlichen Erhabenheiten bilden. Daß bei Lupenbetrachtung diese Gebilde erhaben, prominent über die Fläche erscheinen, was sie, wie das Mikroskop lehrt, thatsächlich nicht sind, ist wohl als ein optisches Phänomen anzusehen. Es heben sich dieselben von dem das Licht nur matt reflektierenden Mantelrande durch ihr stärkeres Brechungsvermögen scharf ab und rufen dadurch jene Täuschung hervor.

Was die Bedeutung der beiden Arten sekretorischer Elemente für die Physiologie des Tieres anlangt, so glaube ich dieselben für einen Giftapparat ansehen zu können, aus Gründen, die in ihrem oben geschilderten Verhalten gegen Farbstoffe beruhen.

Schwieriger dürfte es sein, zu erklären, wie das Produkt der vielzelligen Drüsen aus den am meisten basal gelegenen Zellen in den Ausführungsgang gelangt. Das Bild, das die Drüsen im Schnitte darbieten, wo Zelle eng an Zelle liegt, manche eine polyedrische Form angenommen hat, ist wohl in gewissem Grade als artefiziell, bedingt durch die schrumpfende Wirkung des erhärtenden Alkohols, aufzufassen. In vivo liegen vielleicht — ich habe leider, wie schon bemerkt, zu Beobachtungen frischer Objekte nicht genügend Material gehabt — die einzelnen Drüsenzellen nicht so eng, es sind vielleicht wenn auch noch so schmale Zwischenräume zwischen ihnen vorhanden, in welchen die Ausführungsgänge sich distalwärts ziehen, um sich dann an dem am meisten faltenwärts gelegenen Punkte zu vereinigen, wie dies für die beiden distalsten Zellen die Figur 4 *sd* wiedergibt. So wäre die Möglichkeit vorhanden, daß das Sekret jeder einzelnen Zelle zur Mündung hingelangen kann.

Wenn hier und bei den einzelligen Drüsen von Cardita (auch von Arca etc. im II. Teile) von „Ausführungsgang“ die Rede war und bei den gleichen Gebilden der noch zu besprechenden Ordnungen die Rede sein wird, so ist dieser Ausdruck selbstverständlich nicht in dem Sinne aufzufassen, wie er in der Wirbeltierhistiologie gebraucht wird. Ein besonders differenzierter Ausfüh-

rungsgang existiert nicht. Was hier der Bequemlichkeit wegen so genannt wurde, ist integrierender Bestandteil der Drüsenzelle selber, also gleichfalls der Umwandlung in Sekret fähig. Ich denke mir den Sekretionsvorgang in diesen Gebilden so ablaufend, daß von einer Stelle aus in jeder Drüsenzelle der Impuls zur Thätigkeit erfolgt, vielleicht von derjenigen, die in der Nähe des Kernes gelegen ist. Dieser Impuls pflanzt sich dann peripher zur Mündungsstelle, i. e. dem sogenannten Ausführungsgange fort, der also zuletzt in Thätigkeit treten würde. Wenn schließlich alles Umwandlungsfähige zu Sekret geworden, dann erfolgt die Ausstoßung desselben und zurück bleibt ein Rest von erschöpftem Protoplasma, der sich über die ganze Zelle, also auch über den „Ausführungsgang“ genannten Fortsatz verteilt und der nur um den Kern herum etwas konsistenter und normaler geblieben ist. Wir sehen selten oder nie dieses Stadium, weil einmal die Elemente, wenigstens bei den Acephalen, zu klein sind, und dann, weil die Färbbarkeit des Plasmarestes eine so geringe ist, daß die benachbarten, intensiver tingierten Teile ihre Wahrnehmung verhindern. Die Regeneration findet von diesem Reste aus statt, zunächst wohl durch den anregenden Einfluß des Kernes, dann auch durch die sich erneuernde Kraft des Zellplasma (cfr. über diese Frage meine Abhandlung „über die Fußdrüse der Opisthobranchier“, 36).

Es erübrigt noch die Beschreibung der Muskulatur; die Innervationsverhältnisse sind in Übereinstimmung mit denen von Cardita. Man sieht in den Schnitten durch den Mantelrand, die quer zur Längsachse des Tieres gelegt sind, zwei Hauptbündel längsgetroffener Fasern, von denen das stärkere der Innenseite, das schwächere der Außenseite angehört. Letzteres giebt in seinem Verlaufe wenige Fasern ab, die quer nach innen gehen; es endet in der Außenfläche der Außenfalte, nachdem es nach innen noch ein Paar stärkere Faserbündel zur Begrenzung der Drüsen der zweiten Art entsandte. Das innere Bündel teilt sich in zwei Partien. Die schwächere derselben zieht dicht unter dem Epithel der Innenfläche des Randes und der Innenfläche und Außenfläche der Innenfalte dahin. Die zweite stärkere und medial gelegene Partie umfaßt die Drüsenmasse und giebt für beide Flächen der Mittelfalte und für die innere der Außenfalte die Längsmuskeln ab. Die bei der gewählten Schnittrichtung quergetroffenen Bündel, die also eine Art Ringmuskel des Randes darstellen, sind im proximalsten Teile des Randes nur gering entwickelt, in den



mehr distalen, d. h. den Falten nahe liegenden Regionen sind sie sehr kräftig. Sie liegen nach innen von der Medianlinie des Randes und gehen dann in die Innenfalte über (Fig. 4 *m*); in der Mittelfalte sind sie nur ganz spärlich anzutreffen.

*Lucina spinifera*. Der Mantelrand dieser Species geht in zwei schmale, handschuhfingerförmige Falten aus, von denen die innere kleiner bez. niedriger ist, als die äußere. Von der Außenfläche der inneren entspringt die Epicuticula. Das indifferente Epithel der Falten ist ein niedriges, wimperloses Cylinderepithel, dessen freier Rand doppelt konturiert erscheint. Die Sinneszellen, welche im Schnitte sich durch ihre schmale Gestalt und die intensive Färbung ihrer Kerne deutlich von den indifferenten abheben, sind auf der Innenfläche der Innenfalte besonders reichlich vorhanden, auf den anderen Stellen des Randes nur sehr spärlich. Die isolierten Acini, die bei *Astarte* vorkamen, sowie die amorphen Massen, die bei *Cardita* gefunden wurden, fehlen hier; die bei *Astarte* erwähnte zweite, vielzellige Drüsenform ist indessen, in allerdings nur sehr geringer Menge, anzutreffen.

## VI. *Dreissensia polymorpha* VAN BEN.

(Fig. 6 und 7.)

### A. Allgemeines.

Unsere systematischen Handbücher stellen auf Grund der Form der Schalen diese Süßwassermuschel zu den Mytilaceen. So richtig eine solche Klassifikation von diesem Gesichtspunkte aus sein mag, so unzutreffend ist dieselbe, wenn man andere Verhältnisse in Betracht zieht. Schon in meiner Abhandlung über das centrale Nervensystem der Acephalen (34) konnte ich darthun, daß die Konfiguration des Visceralganglion diese Art zu den Siphoniaten weist (cfr. p. 5 und 6 des Sonderabdruckes); das Studium des Mantelrandes liefert einen neuen Beweis für meine Auffassung. Die Ausbildung zweier kurzer Siphonen, die sämtlichen hier zu beobachtenden Einzelheiten sind meines Erachtens genügend triftige Gründe, um die Muschel, wenigstens bei einer vergleichend histiologischen Untersuchung, von den Mytilaceen zu trennen. Ich habe sie zwischen die Lucinacea und Veneracea

hier eingefügt, ohne damit im geringsten etwas für die systematische Stellung präjudiciren zu wollen, sondern lediglich aus dem Grunde, weil die Histiologie des Mantelrandes dies zu erfordern scheint <sup>1)</sup>).

Die Ränder der beiden Mantelhälften sind auf der ventralen Seite in ihrer ganzen Ausdehnung in der Medianlinie verwachsen; nur da, wo der Byssus austritt, also ungefähr in der Mitte, ist eine große kreisförmige Öffnung vorhanden. Entsprechend den hinteren spitzen Winkeln der Schalen, finden sich ziemlich dicht bei einander zwei weitere Öffnungen, welche die beiden kurzen Siphonen repräsentieren: der ventrale ist der Branchial-, der dorsale der Analsipho. Alle drei Öffnungen unterscheiden sich deutlich durch ihre Pigmentierung; die Byssusöffnung ist nur sehr wenig, der Atemsipho sehr dunkel, der Analsipho etwas heller pigmentiert. Die Pigmentierung hat hier einen ganz eigentümlichen Charakter. Da, wo der Rand jederseits der Schale anliegt und wo sich anscheinend eine niedrige, kammartige Falte erhebt, ist rechts wie links ein sehr schmaler, schwarzer Streifen vorhanden. Medial von demselben und wiederum vergesellschaftet mit einer kammartigen, diesmal aber hohen, mit der Epicuticula in Beziehung stehenden Falte zieht ebenfalls rechts und links je ein intensiv schwarzer Pigmentstreifen. Der erstere schmale Streifen endet auf der Ventralseite des verwachsenen Randes, nicht weit vor dem unteren Sipho, während er auf dem Rücken bis unter das Schalenschloß zu verfolgen ist. Der zweite breitere Pigmentstreifen wird allmählich schmaler und geht auf der Bauchseite des Randes bis nach vorn; am Rücken verschwindet er bald. Die Siphonen besitzen zahlreiche, die Öffnungen umkränzende, kegelförmige Papillen, von denen die innersten viel dichter stehen, als die mehr peripheren.

### B. Spezielle Beschreibung.

Wie FLEMMING in seiner für die Histiologie der Muscheln grundlegenden Arbeit (14) vortrefflich ausgeführt hat, kommen

---

1) In einer soeben erschienenen Arbeit meines Freundes PAUL PELSENER „Contribution à l'étude des lamellibranches“ (Archives de Biologie par van Beneden et van Bambeke T. XI) finde ich zu meiner Freude, daß dieser Forscher, geleitet durch morphologische Gesichtspunkte, Dreissensia ebenfalls von den Mytilaceen entfernt.



in den Siphopapillen der *Dreissensia* und, wie ich hinzufügen möchte, auch im Rande, mit Ausnahme von dessen dem Branchialraum zugekehrter Fläche, Wimperzellen nicht vor. Die einzigen Haare tragenden Gebilde sind hier die Pinselzellen. Über deren Verhalten etwas anzuführen ist überflüssig, weil die FLEMMING'sche Darstellung in jeder Beziehung erschöpfend ist.

Ich wende mich daher sofort zur Besprechung derjenigen Resultate, welche das Studium von Schnittpräparaten liefert.

Im Atemsiphon, dem der Analsiphon in seinem histiologischen Verhalten völlig gleicht, nur daß er nicht so dunkel pigmentiert ist, muß man zwei Partien unterscheiden: die Papillen tragende und die Faltenpartie. Die Falten, deren zwei, eine innere und eine äußere, von wechselnder Ausdehnung vorhanden sind, übertreffen die Papillen bedeutend an Höhe. Zwischen den beiden Falten entsteht die Epicuticula, und zwar so, daß die Außenfläche der Innenfalte nur in ganz geringem Grade, die Innenfläche der Außenfalte dagegen in ihrer ganzen Ausdehnung an dieser Bildung beteiligt sind. An der Außenfalte trifft man im Schnitte zuweilen sekundäre Falten, so dass sie doppelt und dreifach erscheinen kann, die sekundären sondern dann ebenfalls die Epicuticula ab (Fig. 65 cu).

Die Innenfalte hat auf ihrer Innenfläche einen epithelialen Belag, der aus stark pigmentierten, auf ihrer Außenfläche einen solchen, der aus pigmentfreien, wimperlosen Zellen von cylindrischer Gestalt besteht. Die Zellen sind  $18\ \mu$  hoch und besitzen einen  $5,4\ \mu$  dicken, ganz homogen erscheinenden cuticularen Saum. Ihre Breite ist  $4\ \mu$  und entspricht der Breite der basal gelegenen, längsovalen,  $9\ \mu$  Längsdurchmesser habenden Kerne. An der Innenfläche ist der ganze Teil der Zelle, der zwischen Kern und cuticularem Saume gelegen ist, von Pigment prall ausgefüllt. Dasselbe besteht aus sehr kleinen, dicht gedrängt stehenden Körnern von schmutzig grauschwarzer Färbung. SHARP (43) erklärt diese Pigmentzellen — oder die der Papillen, das geht aus seiner unklaren Beschreibung nicht sicher hervor — für lichtempfindlich oder, wie es in der Figurenerklärung heißt, für „retina cells“. Die Angabe, daß der cuticulare Saum sehr breit ist, läßt vermuten, daß SHARP's Abbildung einem Präparate aus dieser Gegend entstammt; aber wie er, lediglich gestützt auf diese Breite des Epithelsaumes, ohne sonst irgend einen Beweis beizubringen, die Zellen als Sehzellen bezeichnen konnte, ist mir völlig unerfindlich. Die Sinneszellen sind nur spärlich vorhanden und

infolge der Pigmentierung der indifferenten sehr schwer zu erkennen. Basalwärts, zur Ursprungsstelle der Falte zu, in der Nähe der Papillenregion, wird das Epithel niedriger, um in dem Thale, das sich zwischen Falte und Papillen findet, fast platt zu erscheinen; es hat hier nur eine Höhe von  $3,6 \mu$  und ist gleichzeitig fast völlig pigmentfrei. Das Epithel der Außenfläche der Innenfalte, wie das der Innenfläche der Außenfalte gehört, wie bereits bemerkt, der Epicuticula an.

Was die Außenfläche der Außenfalte anlangt, so ist über dieselbe folgendes auszusagen. Von der Spitze ab proximalwärts in einer linearen Ausdehnung von ungefähr  $0,8 \text{ mm}$  zeigen sich die Epithelzellen, die hier, wie selbstverständlich, ebenfalls wimperlos sind, in ganz derselben Weise pigmentiert, wie auf der Innenfläche der Innenfalte; ihre Höhe beträgt  $16,2 \mu$ . Nur fehlt hier, im Gegensatze zu dort, den Zellen der cuticulare Saum. Von da ab abwärts, d. h. dem Mantel zu, sind die Epithelzellen pigmentfrei; darauf kommt eine pigmentierte Zone von etwa  $0,22 \text{ mm}$  linearer Ausdehnung und endlich das pigmentlose Epithel der Außenfläche des Randes und Mantels. In der ersten erwähnten pigmentfreien Zone zeigen sich die Epithelzellen in einer linearen Ausdehnung von etwa  $0,3 \text{ mm}$  besonders gestaltet. Sie sind sehr schmal, nur  $2,7 \mu$  breit, dagegen sehr hoch, etwa  $46,8 \mu$ ; die Kerne sind längsoval, ihr größter Durchmesser beträgt  $17,2 \mu$ , ihre Breite entspricht der der Zellen, sie liegen entweder genau in der Mitte oder noch vor derselben, dem freien Epithelrande genähert. Das Plasma dieser Epithelzellen, die sicher nicht als Drüsenzellen zu deuten sind, färbt sich sehr viel intensiver als das der übrigen, die im allgemeinen Farbstoffe nur wenig annehmen, der freie Rand der uns hier beschäftigenden Gebilde zeigt nur bei Anwendung stärkster Vergrößerungen eine leichte Andeutung von doppelter Konturierung.

Die zweite der vorhin erwähnten Pigmentzonen entspricht dem eingangs geschilderten dunklen Streifen; das Epithel, ein gewöhnliches indifferentes, beherbergt die Pigmentkörner in derselben Weise, wie das der Innenfalte.

Wenden wir uns zu den Siphopapillen. Die Länge derselben schwankt innerhalb enger Grenzen, sie beträgt etwa  $0,25\text{--}0,3 \text{ mm}$ . Die wimperlosen Epithelzellen sind teils pigmenthaltig, teils pigmentfrei. Die ersteren gleichen denen der Innenfalte, nur daß ihr cuticularer Saum halb so breit ist, wie dort. Die Sinneszellen, welche hier reichlicher vorkommen, als in der

Innenfalte, und die in der Papillenspitze ziemlich dicht stehen, erscheinen als sehr schmale Gebilde, die einen stäbchenförmigen, sich intensiv färbenden Kern besitzen. Zwischen den pigmentierten Zellen sind sie nicht zu erkennen, wohl aber deutlich zwischen den pigmentfreien (Fig. 6 *ss*).

Sekretorische Gebilde finden sich nur in der Papillenregion, nicht aber in den Falten, und erscheinen stets als amorphe Massen. In den Papillen liegen sie sowohl dicht an dem Epithel, wie auch der Medianlinie zu (Fig. 6 *gd*). Ferner trifft man sie in der Substanz, aus der die Papillen entspringen, und zwar auf der dem Branchialraume zugekehrten Seite. In dem Thale, das zwischen Papillen und Innenfalte liegt, sind sie ebenfalls vorhanden, aber nur sehr spärlich. Ganz ausnahmsweise sieht man sie in der Spitze der Innenfalte. Die tinctorialen Reaktionen zeigen, daß wir es hier mit einem eiweißähnlichen Sekrete, also, nach meiner oftmals begründeten Auffassung, mit Giftmassen zu thun haben. In Boraxcarmin bleiben sie farblos, in Bismarckbraun werden sie hellgelbbraun, in Orange-Hämatoxylin leuchtend orange. Diese Massen, die sich bald als größere oder kleinere Klumpen, bald als mehr oder minder ausgedehnte Infiltrationen der Binde substanz darstellen, unter dieser Form besonders in den Papillen (Fig. 6 *gd*), erscheinen bei Betrachtung mit mittleren Systemen wie homogene Gebilde, die dicht mit dunklen Körnern besetzt sind. Bei Anwendung starker Vergrößerungen aber erkennt man, daß es sehr kleine dicht aneinander gedrückte Tropfen sind, welche die Maschen des Bindegewebes erfüllen. In ihnen sind zahlreiche Kerne vorhanden (Fig. 6 *gd*), welche zuweilen von einem mehr oder minder beträchtlichen Plasmahofe umgeben sind. Es sind dies offenbar die FLEMMING'schen Zellen der Binde substanz, deren Plasma durch Umwandlung jene Tropfenmassen liefert. Eine genaue Entscheidung über die Herkunft der letzteren ist aber darum sehr schwierig, weil man eigentliche Übergänge zwischen normaler FLEMMING'scher Zelle in der Binde substanz und Tropfenkonglomerat nicht zu sehen bekommt. Doch ist es sehr wahrscheinlich, daß jene Zellen in dieser Weise funktionieren, weil keine anderen histiologischen Elemente, die dafür in Anspruch genommen werden könnten, vorhanden sind. Die Entleerung des Sekretes geschieht durch interepitheliale Lücken, wie man daraus schließen kann, daß im Epithel bez. zwischen den Epithelzellen Tropfen, die wie jene Massen gefärbt sind, vielfach angetroffen werden (Fig. 6 bei *x*). Mucin-

bereitende Drüsen, sowie Becherzellen sind weder in den bisher betrachteten Regionen, noch in den anderen Partien vorhanden.

Ich komme zur Beschreibung des Mantelrandes. Je nach dem Grade der Kontraktion, den derselbe bei der Härtung erhalten, bietet er ein verschiedenes Aussehen dar. Bei starker Kontraktion nämlich hat sich seine Oberfläche in zahlreiche Falten gelegt, die im mikroskopischen Bilde als Epithelzotten sich darstellen; bei schwacher Kontraktion ist die Oberfläche dagegen nur leicht gewellt. Diese Differenz betrifft hauptsächlich die Partien dicht an der medianen Verwachsungsstelle mit Einschluß des Pigmentstreifens; nach außen von letzterer, also schalenwärts, ist die Oberfläche meist glatt. Die Pigmentzone ist noch dadurch ausgezeichnet, das von ihr die Epicuticula entspringt. Sinneszellen finden sich im Rande ganz außerordentlich spärlich. Die indifferenten Epithelzellen, welche die zentrale, dem umgebenden Medium zugekehrte Fläche des Randes bekleiden, sind wimperlos; diejenigen dagegen, welche die innere, also dem Kiemenraum zugewandte Seite überziehen, tragen ziemlich hohe Cilien. Die pigmentierten Epithelzellen der ventralen Fläche gleichen denen der Papillen und der Falten vollständig; ihre Höhe beträgt etwa  $10\ \mu$ . Der Schale zu werden sie allmählich flach, bis zu  $3,6\ \mu$  Höhe, um dann ganz plötzlich im Mantel, und zwar in derjenigen Partie desselben, welche der Schaleninnenfläche anliegt, in ganz außerordentlich hohe Zellen überzugehen, welche circa  $0,1\ \text{mm}$  in der Höhe und bis  $9\ \mu$  in der Breite messen (Fig. 7). Dieses Epithel ist durch eine gut ausgeprägte Grundmembran scharf von der darunter liegenden Bindesubstanz abgesetzt. Die Zellen selber, welche eine besondere Membran haben (Fig. 7), stellen sich als Konvolute von Massen dar, die von Stäben oder Schollen gebildet werden (Fig. 7), die sich in Boraxcarmin rosarot gefärbt haben. Durch die zum Konservieren angewandten Reagentien werden diese Massen ziemlich brüchig, so daß nicht alle Zellmembranen im Schnitte von ihnen völlig ausgefüllt erscheinen. Ihre Kerne, central gelegen oder dem freien Rande genähert und stets der Membran dicht angepreßt, sind zuweilen von einem schwachen plasmatischen Hofe umgeben. Es ähneln somit, wie aus der Beschreibung und Abbildung (Fig. 7) erhellt, die Zellen der Außenfläche des Mantels bei Dreissensia denen der gleichen Region von Arca (cfr. II. Teil); die Funktion derselben wird also höchst wahrscheinlich hier dieselbe sein, wie dort. Aus den im zweiten Teile entwickelten Gründen (cfr. l. c. p. 14 des Sonder-

abdruckes) bin ich der Ansicht, daß die Außenfläche des Mantels als an der Bildung der Schale beteiligt, mit anderen Worten, als eine kalkbereitende Drüse aufzufassen ist.

Über die Muskulatur ist folgendes anzumerken. Auf Längsschnitten durch die Siphonen sieht man vom Mantel her ein mächtiges Muskelbündel an der Außenseite des Randes emporsteigen, das sich innerhalb der Siphonalsubstanz in zwei ungleiche Partien spaltet. Die äußere derselben, die zugleich die schwächere ist, verliert sich in die Falten, die mächtigere innere geht in die Papillenregion. Hier findet man ein aus dorsoventral, lateral, diagonal und quer verlaufenden Fasern gebildetes Muskelnetz, welches so dicht ist, daß bestimmte Gruppen sich nicht aussondern lassen. Diese Anordnung verbürgt einen hohen Grad von Kontraktilität in dieser Gegend. Im Rande trifft man auf Querschnitten hauptsächlich solche Muskelbündel, welche in seiner Längsachse verlaufen.

## VII. Veneracea.

Aus der Familie der *Cardiidae* wurden untersucht: *Cardium edule* L., *C. oblongum* CHEMN., *C. tuberculatum* L.; aus der Familie der *Glossidae* stand mir nur *Cyprina islandica* zur Verfügung, aus der der *Veneridae* *Artemis exoleta* L., *Cytherea chione* L., *Venus gallina* L., *Venus verrucosa* L., *Tapes decussata* L. und endlich aus der Familie der *Petricolidae* *Petricola lithophaga* RERZ.

Die Exemplare von *Cyprina islandica*, die ich untersuchen konnte, stammten sämtlich, die von *Cardium edule* zum Teil aus der Kieler Bucht; ein anderer Teil der erwähnten *Cardium*art sowie alle übrigen Species waren aus dem Golfe von Neapel.

Die Form der Siphonen und deren histiologische Struktur bei den Familien der *Cardiidae* und *Glossidae* ist sehr verschieden von der der Siphonen der *Veneridae* und *Petricolidae*; ich halte es daher für sachlich geboten, hier eine Zweiteilung vorzunehmen und zunächst die Mantelrandorgane der ersten beiden und dann erst die der anderen beiden Familien zu beschreiben.

## VIIa: Cardiidae und Glossidae.

(Fig. 8—25.)

## A. Allgemeines.

Der Mantel von *Cardium edule* ist von vorn bis hinten zu den Siphonen in seiner ganzen Ausdehnung offen. Der Mantelrand, welcher eine nur mäßige Verdickung desselben darstellt, spaltet sich, wie man schon bei Betrachtung mit unbewaffnetem Auge erkennen kann, in zwei Falten, welche durch eine ziemlich breite und tiefe Furche voneinander geschieden sind. Die äußere von diesen Falten, die zugleich an der Epicuticulabildung beteiligt ist, ist auf ihrer inneren Fläche glatt, während sie auf ihrer Außenfläche dadurch, daß sie sich in die auf der Innenseite der Schalen vorhandenen tiefen Furchen einlegt, uneben ist. Diese Unebenheiten erscheinen am Rande wie kammartige Verdickungen, die mantelwärts niedriger und schmaler werden, in einer den Schalenfurchen entsprechenden Weise. Die Außenfalte begleitet die Siphonen und vereinigt sich mit der der Gegenseite auf dem Rücken des Tieres. Die Innenfalte, anscheinend ein wenig niedriger und schmaler als die äußere, vereinigt sich mit der der Gegenseite ventralwärts des Analsipho in einem nach vorn konkaven Bogen. So entsteht eine Duplikatur, die als eine quergespannte Membran den Branchialraum in der Siphonalgegend abschließt und dadurch bei der natürlichen Lage des Tieres, wenn also der Körper im Sande steckt und nur die Siphonen herausragen, das Eindringen von fremden Gegenständen in den Kiemenraum von dieser Gegend aus mechanisch unmöglich macht. Die Innenfläche des Randes zeigt einen im konservierten Objekte weißlich aussehenden Fleck, welcher vorn dicht unterhalb des vorderen Schließmuskels ganz schmal beginnt, allmählich an Breite zunimmt und von der Mitte der Länge des Tieres ab wieder an Umfang schnell geringer wird, um spitz zu enden. Er ist gegen den Rand konvex, gegen den Mantel konkav begrenzt und hat somit sichelförmiges Aussehen; das Niveau der Innenfläche des Mantels überragt er nicht.

Von den beiden Siphonen ist der Atemsipho der längere und weitere; die Öffnungen beider werden von einer Reihe dicht stehender Papillen umkränzt, welche an ihren Basen eine bräun-



liche Pigmentierung besitzen, sonst aber farblos sind. Außerdem finden sich auf der Außenwandung beider Siphonen mehrere Reihen verstreut angeordneter Papillen, von denen eine große Zahl, aber nicht alle, einen gelbbraunen Pigmentfleck auf der Innenfläche dicht an der Spitze erkennen läßt. Diese Flecken sollen die „Augen“ von *Cardium edule* sein. Ebenso wenig wie DROST (9) konnte ich die Angabe von CARRIÈRE (6) bestätigen, daß diese Papillen einen besonderen metallischen Glanz besitzen; auch die von dem letzten Autor und von PATTEN (32) behauptete rötliche Färbung der Papillenspitze habe ich an den Exemplaren dieser Species, die ich im lebenden Zustande beobachten konnte, nicht gesehen. Auch nicht bei *Cardium echinatum*, auf welches die CARRIÈRE'sche Angabe geht, das mir nur in einem Exemplare, dessen Konservierung mir leider mißlang, zu Gebote stand.

Meine Angaben über die Verteilung der Papillen auf der Siphowandung decken sich mit der Darstellung, welche diese Verhältnisse auf der Figur 1 der *Cardium*-tafel in dem bekannten Werke von MEYER und MÖBIUS (30) erhalten haben. In Figur 2 derselben Tafel finden wir dagegen für den Atemsiphon nur zwei Reihen, für den Kloakensiphon nur eine Reihe Papillen gezeichnet, und zwar ist die einzige Reihe bei letzterem wie die äußere Reihe bei ersterem Siphon durch die sogenannten Augenpapillen repräsentiert. Im konservierten Materiale, namentlich wenn die Siphonen beim Einbringen in das fixierende Reagens sich brüsk kontrahiert haben, kann man wohl die dem natürlichen Verhalten keineswegs entsprechende Gruppierung in zwei Reihen antreffen; nur eine einzige Reihe Papillen aber habe ich nie gesehen.

Außer jenen erwähnten, auf die Papillen beschränkten Pigmentanhäufungen findet sich noch eine Pigmentierung der Außenwand der Siphonen, die aus verstreuten, bald größeren, bald kleineren hellbraunen Flecken besteht.

Nach DROST (9) hat die Innenfläche der Siphonen eine „weiße Farbe mit einem perlenartigen Schimmer. Nicht gleichmäßig ist die glänzende Färbung verteilt, sondern in dichtgedrängten Bändern und Flecken angeordnet“ (p. 31 des Sonderabdruckes). Diese Angabe kann ich vollkommen bestätigen.

*Cardium tuberculatum* gleicht hinsichtlich der Konfiguration des Mantels und der Siphonen durchaus der vorigen Species. Nur insoweit findet sich hier eine beachtenswerte Differenz, als keine Papillen vorkommen, welche einen auf die Innenfläche der Spitze beschränkten Pigmentfleck haben. Die Papillen sind

fast alle pigmentiert und das Pigment in ihnen in ganz unregelmäßiger Weise verteilt. Die Innenfläche der Siphonen zeigt hier einen ähnlichen Perlenglanz, wie bei *Cardium edule*.

Bei *Cardium oblongum* sind die Siphonen kurze Gebilde, deren Öffnungen von einer Reihe sehr zahlreicher kleiner, kegelförmiger Papillen umstanden sind. Vom dorsalen Siphon dorsalwärts bis zum Schalenbunde, und vom ventralen Siphon ventralwärts bis zum Auseinanderweichen der Ränder finden sich ebenfalls sehr zahlreiche Papillen, die sich von den ersteren, abgesehen von ihrer größeren Länge und bedeutenderen Dicke, dadurch unterscheiden, daß sie eine am lebenden Tiere prachtvolle rubinrote Färbung besitzen, die sich bei der Konservierung in Alkohol völlig verliert, während die um die Siphonöffnungen stehenden Papillen stets farblos sind. Die Innenfläche der Siphonen besitzt beim lebenden Tiere einen herrlichen Silberglanz, der durch Reflexion des auf die Siphoneninnenwand fallenden Lichtes hervorgebracht wird. Die Gebilde, welche reflektieren, werden wir in der speziellen Beschreibung kennen lernen. Ein eigenes Leuchtvermögen kommt dem Tiere nicht zu, wie man daraus erkennt, daß bei Abschluß des Lichtes der Silberglanz der Siphonen verschwindet. Die Konfiguration des Randes ist wie bei *Cardium edule*; hier und bei *Cardium tuberculatum* habe ich aber den früher beschriebenen sichelförmigen Fleck nicht gefunden.

Der Mantelrand von *Cyprina islandica* ist von vorn bis hinten zu einer Stelle, welche der hintersten Partie des Fußes gegenüberliegt, offen. Von jener Stelle ab erheben sich die beiden getrennten, kurzen Siphonen, von welchen der ventrale kürzer ist, aber ein weiteres Lumen besitzt, als der dorsale. Beide Öffnungen sind von einer großen Zahl kegelförmiger Papillen umkränzt, die ventralwärts bis fast zur Mitte des Randes, dorsalwärts bis zum Schalenbunde sich fortsetzen. Dieselben haben, wie dies schon MEYER und MÖBIUS (30) angeben, eine gelbe Färbung mit braunroter Basis. Der Mantelrand, welcher sich in zwei Falten aufspaltet, zeigt auf der dem Branchialraum zugekehrten Fläche in seiner ganzen Ausdehnung eine mächtige, wulstförmige Verdickung, die von vorn bis etwa zu der dem hinteren Drittel des Fußes entsprechenden Gegend von einer seichten Furche, die parallel zur Längsachse des Tieres verläuft, durchzogen wird. Die mehr faltenwärts, also mehr zum eigentlichen Rande zu gelegene Partie ist weißlich, die zweite mehr branchialwärts sich findende Partie ist gelblich gefärbt. Die beiden Falten, in welche sich der Mantelrand auf-



spaltet, begleiten die Siphonen außen an deren Basis bis zum Rücken des Tieres; sie sind von den Papillen durch eine breite, ebene Fläche getrennt.

Über die durch Präparation zu erkennende Innervierung des Mantelrandes glaube ich nicht nötig zu haben, besondere Angaben zu machen. Die Analyse des Nervensystems, die DROST (9) von *Cardium edule* gegeben hat, welche Species mit den übrigen hier behandelten Formen hinsichtlich dieser Verhältnisse in vollkommener Übereinstimmung sich befindet, ist so erschöpfend und richtig, daß ich nichts derselben hinzuzufügen weiß. Ich kann daher auf den betreffenden Abschnitt der DROST'schen Abhandlung (9; p. 2—10 des Sonderabdruckes) hiermit einfach verweisen.

### B. Spezielle Beschreibung.

Wie bereits in der den ersten Teil der Abhandlung einleitenden historischen Übersicht (cfr. I. Teil, p. 7 ff. des Sonderabdruckes) angegeben wurde, hat DROST (9) für die Siphonen von *Cardium edule* vier Arten von Sinneszellen beschrieben. Zwei davon sind auf der ganzen Körperoberfläche zu finden; von diesen gleicht die eine Art dem gewöhnlichen, von FLEMMING aufgestellten Schema der Molluskensinneszelle, während die zweite Art ein sehr breites, Borsten tragendes Köpfchen besitzt, dem ein besonderes Cuticularwärtzchen entspricht. Eine dritte Art kommt nur lokalisiert vor und zwar in einer seichten Einbuchtung auf der Spitze der Siphonpapillen. Die Sinneshaare dieser Zellen, schon von MEYER und MÖBIUS (30) erwähnt, sind sehr lang, die Zellen selber nach DROST dadurch besonders gekennzeichnet, daß sie äußerst kleine, runde Kerne besitzen, welche in ihrem oberen Drittel gelegen sind.

Ich kann für *Cardium edule* diese Angaben von DROST im wesentlichen bestätigen und habe nur lediglich das hinzuzufügen, dass die dritte, lokalisiert vorkommende Art der Sinneszellen nie auf den Siphonpapillen der innersten Reihe, sondern nur auf einer großen Zahl, aber nicht allen, der tiefer auf der Außenwand der Siphonen stehenden Papillen sich findet.

Als eine vierte Art von Sinneszellen hat dann DROST diejenigen Pigmentzellen bezeichnet, welche die erwähnten gelbbraunen Flecken auf der Innenfläche zahlreicher Papillen dicht an deren Spitze bilden. Die Entscheidung darüber, ob diese Pigmentzellen wirk-

lich Sinneszellen sind oder nicht, soll mit der Histiologie der betreffenden Papillen gegeben werden.

Bei *Cardium tuberculatum*, *oblongum* und bei *Cyprina islandica* habe ich nur eine Art von Sinneszellen angetroffen, nämlich die gewöhnlichen, dem FLEMMING'schen Schema entsprechenden Pinselzellen.

Bei der Schilderung der an Schnittpräparaten zu erkennenden histiologischen Einzelheiten müssen die vier angeführten Arten gesondert behandelt werden, weil sie in vielen und wichtigen Punkten voneinander abweichen.

*Cardium edule*. Das Epithel der Siphonaußenfläche hat sich je nach dem durch die Konservierung bewirkten Kontraktionsgrade in mehr oder minder zahlreiche Falten gelegt, die von ungleicher Ausdehnung und ungleicher Höhe sind. Diese Falten erscheinen auf dem Schnitte als Epithelzotten. Die Epithelzellen sind cylindrische, wimperlose Gebilde von  $10,8 \mu$  Höhe,  $5,4 \mu$  Breite und einem cuticularen Saume von  $1,8 \mu$  Dicke. Die Kerne sind oval oder kreisrund und basal gelegen. Die basale Grenze des Epithels bildet eine scharfe Linie, welche die Zellen von dem homogen erscheinenden subepithelialen Gewebe deutlich scheidet, in welchem die letzten Ausläufer der Muskeln liegen, die sich in Form kleiner Stippchen präsentieren (Fig. 8 m). Nach DROST enden die Muskeln vor der homogenen Partie der Bindesubstanz; das ist nicht richtig und die Angabe ist wohl darauf zurückzuführen, daß DROST keine geeigneten Tinctionsmethoden angewandt hat. Über die eigentümlichen Erscheinungen dieser Muskelstippchen und ihre Beziehungen zu den Epithelzellen will ich mich erst näher bei Besprechung der Histiologie der Veneriden äußern, weil bei dieser Familie diese Verhältnisse viel klarer liegen, als hier bei *Cardium*.

Im Schnitte sind die Sinneszellen zwischen den indifferenten nicht zu erkennen. An verstreuten Stellen sind die letzteren pigmentiert; das Pigment besteht aus ziemlich großen Körnern von bräunlicher oder auch grüngelber Farbe und erfüllt die distal vom Kern gelegene Partie der Zellen. In sehr geringer Menge und nur an wenigen unregelmäßig verteilten Stellen sieht man zwischen den Epithelzellen eigentümliche Gebilde liegen, die meist von kreisrunder Gestalt sind, etwa  $5,4 \mu$  Durchmesser besitzen, entweder ganz homogen erscheinen oder ein Konglomerat von Tropfen oder Schollen darstellen (Fig. 9 hk). Sie färben sich in Orange-Häma-

toxylin leuchtend orange, in Eosin-Hämatoxylin flammendrot, in dem Dreifarbengemisch von EHRLICH-BIONDI tief violett, während sie in Bismarckbraun oder in einfachen Hämatoxylinpräparaten nicht erkennbar sind. Gleich gefärbte Bildungen sieht man in der Nähe des Epithels in der Bindesubstanz liegen, welche sich von den erwähnten intercellulären Körpern dadurch unterscheiden, daß sie eine zarte Plasmazeichnung erkennen lassen oder grob granuliert sind und einen meist central, selten excentrisch gelegenen Kern besitzen, der sich intensiv tingiert hat (Fig. 9 fg). Jene homogenen Körper und diese Zellen, welche die FLEMMING'schen Zellen der Bindesubstanz sind, gehören offenbar zusammen. Die FLEMMING'schen Zellen wandern durch das Epithel hindurch, verändern während des Durchwanderns ihre Plasmastruktur, indem sie homogen werden, und verlieren den Kern. Daß diese Auffassung richtig ist, geht daraus hervor, daß man in allerdings ganz seltenen Fällen in einzelnen homogenen Körpern noch den Kern erkennen kann; derselbe ist geschrumpft, hat sich nur noch wenig gefärbt und ist bei einzelnen so excentrisch gerückt, daß er fast wie eine Kappe den Gebilden aufliegt. Diese homogenen aber kernhaltigen Körper sind meines Erachtens als die Übergangsstufen von den normalen FLEMMING'schen Zellen zu den homogenen, kernlosen Gebilden zu betrachten. Die vorhin erwähnten, gleich den homogenen Körpern gefärbten — also leuchtend orange etc. — FLEMMING'schen Zellen stellen ihrerseits schon ein Entwicklungsstadium auf dem Durchwanderungsprozesse dar, indem nämlich für gewöhnlich dieselben sich nur blaß — also schwach gelb etc. — färben. Sind diese Gebilde durch das Epithel hindurchgetreten oder herausgepreßt, dann schwinden die so zwischen den Epithelzellen entstandenen Lücken nicht sofort, sondern persistieren noch eine Zeit lang; man trifft daher im Schnitte zuweilen zwischen den Epithelzellen große Lücken von rundlicher Begrenzung an, die ganz leer sind. An ungeeignet tingierten Schnitten, namentlich an solchen, die von durchgefärbtem Materiale angefertigt wurden, könnte man dadurch leicht zu der Meinung verleitet werden, als habe man hier Becherzellen vor sich. Diese Annahme wäre aber, wie meine obige Schilderung lehrt, ganz falsch; Becherzellen kommen überhaupt im Siphon dieser Art nirgends vor.

Die Innenfläche der Siphonen (Atem- und Analsiphon verhalten sich ganz gleichmäßig) hat einen epithelialen Belag, der sich in nur wenige sehr breite und niedrige Falten gelegt hat.

Die Epithelzellen sind wimperlos, von cylindrischer Gestalt, messen  $9\ \mu$  in der Höhe,  $4\ \mu$  in der Breite und haben einen cuticularen Saum von knapp  $1\ \mu$  Dicke. Sinneszellen sind zwischen den indifferenten nicht zu erkennen. Es finden sich hier dieselben homogenen Körper zwischen den Epithelzellen liegend und es zeigen sich die gleichen Umwandlungsstufen der gewöhnlichen FLEMMING'schen Zellen zu denselben, wie auf der Außenfläche; nur sind hier, innen, die Gebilde bedeutend zahlreicher als außen. Deswegen habe ich die diese Verhältnisse illustrierende Figur 9 von der Innenfläche des Siphos gewählt.

Was den Hauptunterschied der Innenfläche von der Außenfläche bildet, der auf den ersten Blick in die Augen fällt (cfr. Fig. 10 und 8), das ist das Vorkommen ganz eigenartiger Zellen auf der ersteren, die auf der letzteren vollständig fehlen. Dieselben wurden schon von DROST (9) beobachtet und als die Ursache des perlenartigen Glanzes der Siphoinnenfläche erkannt. Nach diesem Autor lagern sich dieselben in den Lücken des sogenannten Schwellnetzes „an der Stelle der LANGER'schen Blasen“ und finden sich auf der Siphoinnenfläche zwischen den subepithelialen Muskeln und der Hauptmuskelmasse „in selten unterbrochenem, breiten Bande von oben bis unten“ (l. c. p. 32 des S.-A.). Die Kerne liegen, „wenn sie sichtbar sind, stets an einem Pol und sind an der dichteren geronnenen Masse wie angebacken, so daß an ihrer Zugehörigkeit zu dieser kein Zweifel walten kann“ (ibidem). Meine eigenen Beobachtungen ergaben folgende Resultate. Die Zellen liegen nicht dicht am Epithel, sondern sind von ihm durch eine von der Basis der Epithelzellen an gemessene circa  $12,6\ \mu$  dicke homogene, bindegewebige Schicht getrennt, in welcher nur die letzten stippchenförmigen Ausläufer der Muskeln vorkommen (Fig. 10 m). Inkonstant trifft man auch medianwärts von den Stippchen, zwischen ihnen und den Zellen, einige in der Längsachse verlaufende Muskelfasern an. Die Zellen sind durchgängig ovoide Gebilde, deren Längsdurchmesser zwischen  $9\ \mu$  und  $18\ \mu$ , deren Breitendurchmesser zwischen  $5,4\ \mu$  und  $7,2\ \mu$  schwankt. Breite und Länge der Zellen stehen in keinem Verhältnisse zu einander, insofern nämlich die breiten Zellen nicht zugleich die kürzesten, die langen nicht die schmalsten sind, und umgekehrt. Die Zellen finden sich alle schräg im Gewebe, d. h. ihr langer Durchmesser ist so orientiert, daß er von unten außen schräg nach oben innen geht (Fig. 10 f), wenn man proximal hierbei als unten, distal als oben bezeichnet. Die Zellen liegen alle dicht bei ein-

ander, fast durch keine Zwischensubstanz getrennt; nur zuweilen sieht man einige von der Außen- nach der Innenfläche ziehende Muskelbündel sie durchsetzen. Ihre schräge Orientierung giebt der ganzen Gegend, namentlich bei Anwendung schwacher Linsensysteme, ein ganz eigentümliches und charakteristisches Gepräge (Fig. 10). Jede dieser Zellen besitzt einen Kern, niemals fehlt derselbe, wie DROST anzunehmen scheint. Der Kern hat sich stets intensiv gefärbt, ist meist oval von Gestalt und liegt ausnahmslos am spitzen Pole der Zelle, demjenigen also, welcher nach oben gekehrt ist (Fig. 10 *fs*); er sitzt der Zelle wie eine Kappe auf. Das Plasma der Zellen zeigt eine ungemein zarte Granulierung; es hat sich in Orange-Hämatoxylin gelb gefärbt, entbehrt aber durchaus jenes leuchtenden Glanzes, wie ihn diejenigen FLEMMING'schen Zellen annehmen, welche durch das Epithel hindurch wandern. In Bismarckbraun ist die Färbung hellgelb mit einem Stich ins Bräunliche, in einfachem Hämatoxylin blaßblau, in Eosin-Hämatoxylin tiefrot, aber ohne Glanz, und in dem EHR- LICH-BIONDI'schen Farbungemisch rot, aber sehr viel blasser als bei den homogenen Körpern. Ich citierte vorhin die Angabe von DROST, wonach diese Zellen sich in Form eines ununterbrochenen Bandes auf der Innenfläche des Siphos durch seine ganze Länge hinziehen sollen. Dies kann ich nicht bestätigen; nach meinen Präparaten vielmehr zeigt der Zug dieser Zellen stellenweise recht beträchtliche Unterbrechungen. Wenn ferner DROST diese Gebilde als „Schleimzellen“ bezeichnet, so ist der Name unglücklich gewählt, denn Schleimzellen *sensu strictiori*, i. e. Mucinzellen, sind diese Zellen nicht, da weder ihr Plasma Mucinreaktion darbietet, noch sie eine sekretorische Thätigkeit entfalten, durch welche Mucin bereitet würde: und nur solche Zellen sollte man „Schleimzellen“ nennen, welche ein mucinähnliches Sekret liefern.

Finden sich somit diese Zellen an der Siphoninnenfläche in großer Menge, so kommen sie in nur geringer Zahl in den mehr medialen Partien der Siphowand, in der Basis und im Innern derjenigen Papillen vor, welche von der Außenwand des Siphos entspringen, sowie in den Papillen der innersten Reihe. Hier aber sind sie nie so gelagert, wie an der Innenfläche.

Anders wird das mikroskopische Bild, wenn man die Papillarregion der Siphoninnenfläche untersucht. Als Papillarregion möchte ich das distalste Viertel des Siphos bezeichnen, welches so kontinuierlich in die Innenfläche der Papillen der innersten Reihe übergeht, daß, im Schnitte wenigstens, eine Grenze zwischen Siphos-

wand und Papille nicht zu erkennen ist. Hier nun treten die Zellen zurück und an ihrer statt ist eine amorphe Masse zu sehen (Fig. 11 *gd*), innerhalb welcher wohl noch Zellen vorkommen, aber immer nur in sehr geringer Menge. Diese Massen färben sich in der gleichen Weise, wie die Zellen, nur erscheint die Färbung im allgemeinen intensiver. Sie sind auch in den Papillen der innersten Reihe vorhanden und liegen dicht unter dem epithelialen Belage derselben auf beiden Seiten, also innen wie außen. Was die amorphen Massen von den beschriebenen Zellen der mehr proximalen Abschnitte des Siphos unterscheidet, ist der Umstand, daß man erstere in interepithelialen Lücken findet (Fig. 11 bei *x*), die Zellen aber nie, denn letztere dürfen nicht mit den früher beschriebenen homogenen Körpern in einen Zusammenhang gebracht werden. Jene sind also Sekretmassen und zwar, wie aus der tinctorialen Reaktion derselben hervorgeht, Giftmassen. Die physiologische Dignität derselben ist leicht verständlich; sie dienen offenbar dazu, etwaige in die Siphonen eingedrungene lebende Körper zu vernichten. Über die Bedeutung der Zellen der inneren proximalen Abschnitte kann ich aber daselbe nicht aussagen. Denn diese liefern durchaus kein Sekret, wenigstens habe ich niemals bei den zahlreichen Exemplaren von *Cardium edule*, die ich untersuchte, auch nur eine Andeutung davon gefunden, daß das Plasma derselben irgendwie eine Thätigkeit in dem gedachten Sinne entfaltet. Es ist mir vollständig unverständlich geblieben, warum in den proximalen Siphosabschnitten die Zellen ihren histiologischen Charakter unverändert beibehalten, während sie im distalen Viertel sekretorisch funktionieren. Denn daß die amorphen Massen ein Derviat jener Zellen sind, das geht aus Bildern deutlich hervor, die man in den Papillen der innersten Reihe zu sehen bekommt. Hier nämlich findet man an einzelnen Stellen die Zellen in der Majorität, an anderen Zellen und amorphe Massen einander das Gleichgewicht haltend und an noch anderen Stellen endlich die Massen bedeutend überwiegend; in letzteren sind die Kerne nur spärlich vorhanden. Ob bei diesem physiologischen Umwandlungsprozesse, bei der Bildung der amorphen Massen, das ganze Zellplasma zerfällt oder nur ein Teil desselben, darüber geben meine Präparate keinen Aufschluß. Ist das erstere der Fall, wird die ganze Zelle verbraucht für die Bildung der Sekretmassen, dann müßten die FLEMMING'schen Zellen der Binde substanz der benachbarten Partien als Ersatz eintreten; darauf aber deutet nichts hin.



Das Epithel der Papillen der innersten Reihe gleicht dem der Siphoinnenfläche vollkommen; die Sinneszellen sind zwischen den indifferenten in Schnitten nicht zu erkennen.

Auf allen Schnitten durch die Siphonen trifft man in deren Substanz Gebilde an, die durch ihre intensive Pigmentierung sofort auffallen und durch ihre eigentümlichen Gestalten den Präparaten ein ganz eigenartiges Aussehen verleihen (Fig. 12), ein Aussehen, wie man es bei Acephalen nie wieder in den Siphonen oder im Mantelrande antrifft. Es ist ein entschiedenes Verdienst von DROST (9), daß er zuerst die Aufmerksamkeit auf die zu besprechenden Bildungen hingelenkt hat, die er als Drüsen von acinösem Baue glaubt betrachten zu dürfen.

DROST (9; p. 23 ff. des Sonderabdruckes) sagt über diese pigmentierten Gebilde folgendes: Dieselben schimmern durch das zarte Gewebe des Siphos hindurch und dokumentieren sich daher bei makroskopischer Betrachtung als Pigmentflecke auf der Siphosaußenwand. Bei Untersuchung eines Stückes des Siphos unter dem Mikroskope sieht man dann, daß jede Pigmentmasse lappig verzweigt erscheint und durch eine Einsenkung des hier gleichfalls pigmenthaltigen Epithels der Außenfläche nach außen mündet. „Auf Schnitten findet man fast immer einzelne oder mehrere traubig zusammengeballte rundliche Figuren, deren Wandungen von einer Lage ziemlich großer, ausnahmslos mit braunen Pigmentkörnern angefüllter Zellen gebildet werden. Letztere sind der Form nach nur mit Epithelzellen zu vergleichen und besitzen denselben großen Kern wie diese, der zwar meist durch das Pigment verdeckt wird, aber auf stark gefärbten Hämatoxylinpräparaten gewöhnlich klar hervortritt. Die Zellen sind im Verhältnis so groß, daß nur kleine Hohlräume im Innern frei bleiben. Wo auf Schnitten die Zellwände nicht deutlich sind, sind doch durch die getrennten Pigmenthäufchen die einzelnen Zellen gekennzeichnet.“ Man findet dann auf lückenloser Serie stets, daß diese Pigmentmassen mit einer Einbuchtung des Epithels in Kommunikation treten; jede Pigmentmasse ferner stellt sich als ein vielfach verzweigter Schlauch von Zellen dar. Der Zusammenhang mit dem Epithel läßt diese Bildungen als echte und zwar acinöse Drüsen erscheinen, über deren funktionelle Bedeutung aber nichts auszusagen ist. Die Drüsen reichen oft durch die ganze Dicke der Siphowand und münden meistens auf der Außenfläche.

Meine eigenen Untersuchungen, durch die ich die thatsäch-

lichen Angaben von DROST in vielen Punkten bestätigen kann, haben mir folgendes ergeben:

Man <sup>1)</sup> findet die beregten Gebilde nur in der distalen Hälfte der Siphonen, während sie in der proximalen nie vorkommen. Man trifft sie teils ganz isoliert, teils in großen Massen (Fig. 12 *pd*) sowohl in der Substanz des Siphos tief eingebettet, wie seiner Innenfläche und seiner Außenfläche genähert, in den Papillen der innersten Reihe durch die ganze Dicke, während sie in den äußeren Papillen stets fehlen. Sie sind von runder oder ovaler Form, ihre Größe schwankt zwischen 16  $\mu$  und 56  $\mu$ . Die Gebilde sind Haufen dicht stehender Pigmentkörner, die vielfach einen farblosen centralen Fleck oder ein feines centrales Lumen begrenzen (Fig. 12). Bei Anwendung stärkster Linsensysteme sieht man an der Peripherie dieser Körper eine Andeutung einer Tunica propria (Fig. 14). Auf der Serie erkennt man, daß die Haufen, welche ganz kontinuierlich sind, allmählich einen centralen Fleck bez. ein helles Lumen erhalten, um bald wieder ununterbrochen pigmentiert zu erscheinen. Es handelt sich also um kugelige oder eiförmige Hohlkörper, die eine pigmentierte Wandung besitzen. Man sieht ferner auf der Serie, daß da, wo diese Bildungen in größerer Menge beisammen liegen, einzelne, aber keineswegs alle, ineinander fließen, indem sich ihre Lumina vereinigen. Durch das Pigment schimmern stellenweise Kerne von kreisrunder Gestalt hindurch, die, wie Präparate aus Indigcarmin-Boraxcarmin lehren, an den Basen kleiner kubischer oder cylindrischer Zellen liegen (Fig. 14). Durch die zur Differenzierung der genannten Doppelfärbung verwandte Oxalsäure wird nämlich das Pigment ein wenig gelöst und man erkennt dann die die Bildungen zusammensetzenden Zellen. Das Plasma derselben zeigt keinerlei feinere Struktureigentümlichkeiten, sondern erscheint stets homogen, die Körnelung desselben, die man in Fig. 14 sieht, ist durch das nur zum Teil entfernte Pigment bedingt. Die natürliche Farbe

---

1) Als einen Beweis für die große Unzuverlässigkeit der Beobachtungen, die SHARP in seiner häufiger von mir kritisierten Arbeit niedergelegt hat (43), will ich anführen, daß dieser Autor angiebt, er habe nirgend bei *Cardium edule* Pigment angetroffen. Seine Meinung, daß in seinem Materiale das Pigment möglicherweise durch den langen Aufenthalt in Alkohol zerstört war, ist ganz und gar hinfällig, denn ich habe die Pigmentierung noch wohl erhalten gefunden an Exemplaren dieser Species, die drei Jahre in 90 % Alkohol aufbewahrt gewesen waren.



des Pigmentes ist ein helles Goldbraun. Dieser Farbenton erhält sich unverändert in Alauncarminpräparaten, erleidet aber verschiedene Nuancierungen, sobald man andere Tinctionsmittel anwendet. In Bismarckbraun erscheint das Pigment schmutzig dunkelbraun, in Orange-Hämatoxylin grünlich schwarz, in Eosin-Hämatoxylin schwarz, in Indigcarmin-Boraxcarmin hellgelb. Diese Nuancenveränderung ist darauf zurückzuführen, daß das Plasma der das Pigment enthaltenden Zellen eine dem betreffenden Plamafarbstoff entsprechende blasse Farbe angenommen hat und diese nunmehr sich mit der des Pigmentes vermischt. An Körpern, die im Schnitte ein Lumen erkennen lassen, zeigt sich letzteres, wie schon DROST angegeben, zuweilen mit einer in meinen Präparaten stets homogen erscheinenden Masse erfüllt, die sich in Indigcarmin-Boraxcarmin gefärbt hat, und zwar intensiv blau (Fig. 14). Das Bild, das man so erhält, erinnert lebhaft, wenn wir von dem Pigmentgehalte der Zellen absehen, an einen quergeschnittenen Acinus der Speicheldrüse eines Wirbeltieres (Fig. 14). Meistens aber ist das Lumen leer bez. nimmt ein etwaiger Inhalt keinen Farbstoff außer dem erwähnten an. Auf der Serie erkennt man endlich, wie DROST schon angegeben, daß diese Bildungen mit dem Epithel in Verbindung treten und zwar ausnahmslos mit dem Epithel der Außenfläche (Fig. 13 bei  $x$ ). Die Zellen des Epithels nämlich sind an einzelnen verstreuten Stellen pigmentiert und es hat das Pigment dieselbe Farbe und dieselbe körnige Beschaffenheit wie das der fraglichen Gebilde. Dieses Pigmentepithel senkt sich nun in die Siphosubstanz ein und die Bucht der Einsenkung tritt in Kommunikation mit den feinen Lumina der Pigmentgebilde (Fig. 13). So erscheinen die Bildungen allerdings, wie es DROST angegeben hat, wie Drüsenacini, die an einem durch eine Epithelinvagination gebildeten Ausführungsgange hängen; ich will sie daher als *acinöse Pigmentdrüsen* bezeichnen, ohne damit aber definitiv aussprechen zu wollen, daß sie wirkliche Drüsen sind. Indessen, und hier befinde ich mich in einem entschiedenen Gegensatze zu DROST, treten durchaus nicht alle Pigmentacini in Kommunikation mit dem Epithel, vielmehr ist nur der bei weitem kleinste Teil derselben mit einem Ausführungsgange versehen. In einer lückenlosen Serie durch den Branchialsipho eines Tieres, welche 800 Schnitte ( $\text{\AA}$  5  $\mu$ ) zählte, habe ich im ganzen nur viermal eine solche Epitheleinsenkung gesehen, in manchen anderen kleineren Serien häufig keine. Nun sind aber viele tausend Pigmentacini in einem Sipho vorhanden, die man auftauchen und

verschwinden sieht, ohne daß sie sich mit ihren Nachbarn verbunden hätten. Man findet Stellen, wo nur ein einziger Acinus vorkommt, der in der Mitte der siphonalen Wand liegt, und der ebenfalls niemals mit dem Epithel sich vereinigt, sondern stets in seiner isolierten Lage verharrt. Die drei in Fig. 14 bei sehr starker Vergrößerung abgebildeten Acini lagen in der Mitte der Siphowand; sie vereinigten sich nicht untereinander und traten auch in gar keine Beziehungen zum Epithel, isoliert vielmehr, wie sie im mikroskopischen Bilde erschienen, blieben sie auch bis zu ihrem Verschwinden. Andere Acini sieht man bis dicht an das Epithel der Innen- wie der Außenfläche herangehen, aber die Einsenkung des Epithels fehlt, und untersucht man den Schnitt, welcher auf denjenigen folgt, der die Annäherung an das Epithel zeigte, so haben sich die Acini von dem letzteren wieder entfernt, ein Ausführungsgang wurde nicht gebildet. So haben wir also acinöse Pigmentdrüsen mit Ausführungsgang in nur ganz geringer Zahl; nach meinen Untersuchungen kann ich bestimmt sagen, daß der größte Teil der Acini oder der pigmenthaltigen Hohlkörper in sich abgeschlossen, fern von der Siphowandung bleibt und niemals einen epithelialen Ausführungsgang erlangt. Zufälliger Natur können diese Bildungen nicht sein, denn ich habe sie an allen Muscheln aus der Kieler Bucht wie aus dem Golfe von Neapel in stets gleicher histiologischer Eigentümlichkeit angetroffen.

Sind die acinösen Pigmentdrüsen, d. h. diejenigen Pigmentkörper, welche mit dem Epithel in Verbindung treten und dadurch einen Ausführungsgang erhalten, schon eine rätselvole Erscheinung — denn über ihre funktionelle Stellung giebt die histiologische Untersuchung gar keinen Aufschluß, namentlich nicht darüber, ob wir es wirklich mit Drüsen zu thun haben —, so bieten die isoliert bleibenden Pigmentkörper erst recht keinen Anhalt dar, um über ihre Bedeutung auch nur eine Vermutung aufzustellen. Was diese sonderbaren Massen sollen, welche Funktion sie im Haushalte des Tieres versehen, darüber weiß ich nichts zu sagen; mir sind diese Bildungen vollkommen unverständlich geblieben.

Erwähnen will ich noch, daß man sehr häufig in der Nähe der Pigmentacini, wie dies Fig. 12 bei näherer Betrachtung deutlich zeigt, isolierte Pigmentkörner in der Substanz der Siphonen liegen sieht.

Ich wende mich nunmehr zur Beschreibung der Papillen, welche auf der Siphonaußenwand stehen.

Schon bei Verwendung schwacher Vergrößerungen erkennt man, daß zwei Arten von Papillen vorhanden sind, von denen die eine durch diejenigen repräsentiert wird, welche an ihrer Spitze die in der allgemeinen Beschreibung erwähnte circumscribed Pigmentierung, das sogenannte „Auge“, besitzen, während die andere Art dieser Bildung entbehrt. Diese letzteren Papillen zeigen folgenden Bau. Ihr epithelialer Belag hat sich stellenweise in zahlreiche niedrige und schmale Falten gelegt, die auf dem Schnitte wie Zotten erscheinen. Die stets pigmentfreien Zellen haben eine Höhe von  $7,2\ \mu$ , eine Breite von  $3,6\ \mu$  und einen cuticularen Saum von  $1,8\ \mu$  Dicke. Die Kerne, teils kreisrund, teils oval, sind basal gelegen. Die Abgrenzung der Epithelzellen gegen das subepitheliale Gewebe ist durch eine zarte, kontinuierliche Linie gebildet. Bei denjenigen Papillen, deren Spitze konvex gerundet ist, ist damit die Beschreibung des Epithels erschöpft. Eine große Zahl von ihnen aber hat an der Spitze eine seichte Einbuchtung und hier trifft man das von DROST (9) entdeckte Sinnesorgan. Die ungefähre lineare Ausdehnung der Bucht beträgt  $27\ \mu$ ; die Zellen, welche in derselben stehen, sind mit  $9\ \mu$  langen Haaren besetzt, die im konservierten Objekte eine leichte Andeutung von Zerfall in Körnchen zeigen (Fig. 15 so). Daß dies Sinneshaare und nicht Wimpern sind, hat bekanntlich DROST durch die Untersuchung frischen Materiales dargethan. An den übrigen Epithelzellen finden sich weder Sinneshaare noch Wimpern, auch sind die Sinneszellen im Schnitte zwischen den indifferenten nicht zu erkennen. Jene Haare tragenden Zellen auf der Papillenspitze haben ungefähr eine Höhe von  $12,6\ \mu$ , ihr cuticularer Saum ist  $2,7\ \mu$  dick; die Kerne sind kreisrund und basal gelegen (Fig. 15 so). DROST sagt, daß sich hier eine Anordnung vorfinde, wonach Sinnes- und indifferente Stützzellen abwechseln, ähnlich der Anordnung, welche die Seitenorgane der Rhipidoglossen nach BÉLA HALLER darbieten. Ich habe in meinen Präparaten gerade bei dieser Art eine solche Gruppierung beider Zellformen nicht finden können, wie ich denn auch darin nicht mit DROST übereinstimmen kann, daß die Kerne der Sinneszellen dieser Gebilde in deren distaler Partie gelegen sind. Nach meinen Untersuchungen finden sich vielmehr die Kerne basal und es scheinen die Sinneszellen unmittelbar nebeneinander zu liegen, ohne daß Stützzellen interpoliert wären. Sinnesorgane, die keine Stützzellen haben, sind

ja, wie meine Darlegungen im I. Teile der Arbeit beweisen, bei Acephalen nichts Ungewöhnliches. Dicht an den Zellen des Sinnesorganes findet sich in der Substanz der Papille eine größere Zahl von Zellen, die, wie man bei Anwendung homogener Immersion erkennt, unregelmäßig vielstrahlig sind (in Fig. 15 *gs* ist dieses Detail wegen der gewählten geringen Vergrößerung nicht sichtbar). Die Kerne derselben sind stets groß, bläschenförmig und haben jeder ein deutliches Kernkörperchen. Von diesen Zellen gehen zunächst zarte Fortsätze zu den Zellen des Sinnesorganes hin, dann finden sich ebenfalls zarte Fortsätze, durch welche sie untereinander in Verbindung stehen und endlich sieht man Fortsätze von den Zellen proximalwärts in der Richtung zur Medianlinie der Papille verlaufen. DROST betrachtet diese Zellen als Ganglienzellen und ich kann mich dieser Deutung vollkommen anschließen.

Proximalwärts der Ganglienzellen sind in der Substanz der Papillen amorphe Massen vorhanden, welche dem Epithel der Innenfläche dicht anliegen (Fig. 15 *gd*). Dieselben bestehen aus feinen, dichtgedrängten Tröpfchen, von welchen man einzelne zuweilen zwischen den Epithelzellen antrifft. Innerhalb der Tropfenmassen sieht man einige geschrumpft erscheinende Kerne (Fig. 15). Es handelt sich hier um amorphe Sekretmassen, die denen vollkommen gleichen, welche von der Papillarregion der Siphoinnenfläche beschrieben und also gleich diesen als Massen eines giftigen Sekretes zu betrachten sind. Ferner trifft man in der Basis einiger Papillen, da also, wo dieselben sich aus der Siphowand erheben, einige wenige Zellen an, die denen gleich sich verhalten, welche von den proximalen Teilen der Siphoinnenfläche her bekannt sind.

Amorphe Sekretmassen kommen nur in solchen Papillen vor, welche das vorhin beschriebene Sinnesorgan besitzen; Papillen, denen ein solches abgeht, haben auch keine amorphen Massen, dafür aber in relativ beträchtlicher Menge die bekannten ovoïden Zellen, welche sich durch die ganze Substanz dieser Papillen verteilt finden.

Die erwähnten amorphen Sekretmassen hat DROST schon gesehen, und zwar in den die sogenannten Augen tragenden Papillen, und dieselben ganz richtig als die Umwandlungsprodukte der ovoïden Zellen, i. e. der FLEMMING'schen Bindesubstanzzellen erkannt. Daß er dieselben als eine faserige Masse beschreibt, ist wohl darauf zurückzuführen, daß er nicht geeignete Färbungsmethoden gebraucht hat; über ihre physiologische Bedeu-

tung ist er aus demselben Grunde zu keiner klaren Ansicht gelangt.

Über die Funktion der von ihm auf der Spitze einer Anzahl Papillen entdeckten Sinnesorgane hat DROST keine bestimmte Meinung geäußert. Er hebt hervor, daß sie zwar den BÉLA-HALLERschen Seitenorganen der Rhipidoglossen hinsichtlich ihres Baues gleichen, glaubt aber nicht, daß sie wie diese funktionieren können, weil die zarten Sinneshaare bei *Cardium* sich wesentlich von den kurzen, massiven bei jenen Schnecken unterscheiden.

Das ist meines Erachtens zweifellos, daß die Sinneszellen des Papillenorganes anders funktionieren werden, wie die beiden Arten von FLEMMING'schen Pinselzellen, welche sich über den ganzen Körper zerstreut finden. Diese werden nur dann in Aktion treten, wenn die Siphowand direkt berührt wird oder an irgend einen Gegenstand anstößt. Die strenge Lokalisation jenes Sinnesepithels dagegen weist darauf hin, daß es Sitz einer mehr spezialisierten Empfindung ist. Bestimmt indessen die Frage zu beantworten, welcher Art diese Empfindung sei, bin ich nicht in der Lage, da ich Experimente anzustellen, welche einen unzweideutigen Aufschluß hätten geben können, keine Möglichkeit sah. Allein auch durch die bloße Reflexion kann man, glaube ich, dazu gelangen, die funktionelle Bedeutung der fraglichen Organe mit einiger Wahrscheinlichkeit zu erkennen. DROST nämlich teilt mit, da wo er die physiologische Wertigkeit der sogenannten Augen diskutiert, daß schon leise Erschütterungen des Gefäßes, in welchem sich mehrere Exemplare von *Cardium edule* befanden, ausreichend waren, um eine Kontraktion der Siphonen hervorzurufen, während z. B. *Mya arenaria* in gleicher Weise nicht erregt werden konnte. Zwar reagierten nicht alle Cardien übereinstimmend und schnell (die DROST'sche Versuchsanordnung war keine ganz glückliche und seine sonstigen Resultate sind nur mit Vorsicht aufzunehmen), DROST meint aber, und anscheinend mit Recht, daß die empfindlicheren Tiere sich wohler in dem zur Untersuchung verwandten Gefäße befanden, als die weniger empfindlichen. Nun ist es eine Erfahrung, die jeder gemacht hat, welcher lebende Muscheln in Aquarien zu beobachten Gelegenheit hatte, daß die meisten Arten der Siphoniaten im allgemeinen selbst gegen starke Erschütterungen, also gegen kräftige Wasserwellen, ziemlich unempfindlich sind. Manche aber, und hierzu gehören *Cardium edule* und, wie wir später sehen werden, einige Veneriden, zeigen für die Bewegungen des Wassers einen hohen Grad von Sensitivität.

Offenbar sind diese Tiere mit Sinnesapparaten ausgestattet, welche ihnen schon leichte Wellenbewegungen des umgebenden Medium zur Kenntnis bringen, d. h. also mit Apparaten, welche analog den Organen der Seitenlinie gewisser Vertebraten funktionieren werden. Solche Organe, welche zu ihrer Erregung nur minimier Reize bedürfen, besitzt aber Cardium nach der schönen Entdeckung von DROST in den Sinneszellen, welche in den napfförmig eingezogenen Kuppen einer Anzahl von Papillen sich finden. Es werden höchst wahrscheinlich diese Zellen, bez. die Organe, zu denen sie gehören, gleich den Organen der Seitenlinie der Vertebraten funktionieren und sie sind daher als Seitenorgane, ganz wie die HALLER'schen Organe der Rhipidoglossen, zu betrachten. Daß bei den letzteren die Sinneshaare kurz sind, während sie bei unserer Art eine beträchtliche Länge besitzen, das ist meines Erachtens eine Differenz, die bei der Beurteilung ihres funktionellen Wertes eine besondere Bedeutung kaum besitzt<sup>1)</sup>.

---

1) DROST scheint sich, wie aus einem Passus seiner Abhandlung (9; p. 20/21 d. S.-A.) hervorgeht, der Ansicht von SIMROTH (44) anzuschließen, daß taktil empfindliche Zellen auch auf chemische Einflüsse reagieren. Die SIMROTH'sche Deduktion habe ich bereits als unhaltbar, weil auf ganz falschen physiologischen Vorstellungen basierend, nachgewiesen (cfr. I. Teil, p. 89 d. S.-A., Anmerkung). Auch die DROST'sche Auffassung ist verfehlt und der von dem Autor angestellte Versuch bedeutungslos. Es heißt bei DROST, im Anschluß an ein Citat aus SIMROTH's Arbeit (9, l. c.): „Ich kann nur hinzufügen, daß ich allerdings eine große Reizbarkeit gegen chemische Einflüsse beobachten konnte. Ich spritzte mit einer Pipette sehr stark verdünnte Säuren unter Wasser, wobei also die Verdünnung noch weiter ging, von oben oder seitlich gegen die Siphonen. Sofort geschah eine heftige Kontraktion sowohl bei Cardium edule, als auch bei Mya arenaria, die doch nur die eine gewöhnliche Form der Sinneszellen besitzt.“ Hierdurch wird meines Dafürhaltens nichts für eine chemische Empfindlichkeit der gewöhnlichen FLEMMING'schen Pinselzellen noch der speciellen Sinneszellen der Papillenorgane bewiesen. Um sich zu überzeugen, daß die Siphonen von Cardium edule nicht Sitz einer Empfindung sind, die auf chemische Reize besonders abgestimmt ist, hatte DROST gar nicht nötig, seinen Versuch anzustellen. (Wenn hier von chemischen Reizen die Rede ist, so ist das nur in dem Sinne von DROST der Fall, also von Reizen, die durch Flüssigkeiten differenter Natur hervorgebracht werden.) Die tägliche Erfahrung beim Konservieren hätte ihm das gleiche Resultat wie sein Experiment geliefert, sie hätte ihn aber auch vor seiner Annahme bewahrt. Denn es ist offenbar ganz dasselbe, ob ich gegen den Siphon einer Muschel eine verdünnte Säure, z. B. Salpetersäure, spritze, oder ob ich das ganze Tier zur Fixierung behufs



Die „Augen“ von *Cardium edule*. Über diese Gebilde liegen zwei eingehende Arbeiten vor, die von DROST (9) und die von PATTEN (32). Die phantastische Schilderung, welche WILL von den betreffenden Organen dieser Art, wie von denen der übrigen Muscheln, entworfen (49), hat kaum noch historischen Wert. CARRIÈRE ist in seinem bekannten Buche „Die Sehorgane der Tiere“ (6) in eine Diskussion über den Bau dieser Bildungen nicht eingetreten, weil er in ihnen Sehorgane nicht zu erkennen vermochte, und SHARP (43), der sonst jede harmlose Pigmentzelle als ein primitives Auge betrachtet, hat, wunderbarlich genug, bei *Cardium edule* Pigment überhaupt nicht gesehen.

Die Darstellungen von DROST (9) und von PATTEN (32) weichen in ihren Einzelheiten sehr bedeutend voneinander ab.

Der erstere Autor giebt folgende Analyse der uns jetzt beschäftigenden Gebilde. Dieselben Papillen, welche das die langen Haare tragende Sinnesorgan besitzen, haben proximalwärts ihrer Spitze auf der dem Siphon zugewendeten Seite „eine rund-

---

histiologischer Untersuchung in ein Salpetersäure enthaltendes Gemisch, z. B. Pikrinsalpetersäure, werfe. In beiden Fällen erfolgt eine heftige Kontraktion der mit der Flüssigkeit in Berührung kommenden Körperteile; es ist aber wohl noch keinem Forscher eingefallen, anzunehmen, daß die bei brüskem Einbringen in ein fixierendes Reagens eintretende Kontraktion der Objekte auf einer Fähigkeit derselben beruhe, chemische Stoffe als solche wahrzunehmen. Offenbar machen DROST wie SIMROTH diese Annahme, andernfalls wären die ganzen diesen Punkt betreffenden Auslassungen beider Autoren unverständlich. Die Ursache des fraglichen Phänomens beruht nicht auf einer besonderen chemischen Empfindlichkeit (*sit venia verbo*), sondern ist zurückzuführen auf eine mehr oder minder tiefgreifende Alteration in der chemischen Zusammensetzung der Gewebe. In beiden Fällen, in dem Versuche mit der Säure wie bei der Fixierung, findet eine Gerinnung der Gewebssäfte statt, die dort lokal begrenzt ist und sich bald wieder ausgleicht, hier eine totale und bleibende ist; beide Fälle sind also nur verschieden durch den Grad, nicht durch die Art der Alteration. Wohl hat das Tier eine Empfindung bei der Säurewirkung, wie bei der Fixierung, aber diese Empfindung ist keine chemische, ich will damit sagen; daß sie keine spezifische, von den anderen durch die Körperoberfläche vermittelten Sensationen sich unterscheidende ist, sondern sie ist diesen gleich, ist ein heftiger, durch den Druck der geronnenen Gewebsmassen auf die Sinneszellen entstandener Schmerz. Und Schmerzempfindung ist keine chemische Empfindung, wie der Geruch, sondern nur eine intensive Berührungsempfindung. Ich verweise hierzu auf die citierte Anmerkung des ersten Teiles. Das Vorstehende genügt, wie mich dünkt, um das Irrige der DROST'schen Annahme darzuthun.



liche vorgewölbte Fläche, welche eine zusammenhängende, halbmondförmige Schicht pigmentierter Epithelzellen trägt.“ (Das ist, wie ich hier noch einmal bemerken möchte, nicht ganz richtig, da nach meinen Untersuchungen auch mit Seitenorganen ausgestattete Papillen vorkommen, welche keine Pigmentflecken besitzen) (cfr. Fig. 15). Der Nerv, welcher in der Spitze der Papillen verschiedene Ganglienkomplexe bildet, ist der äußeren Wand der Papille genähert, geht dann nach der inneren Seite zu und in ein Ganglion über, das unter dem Pigmentfleck gelegen ist. Die Zellen des Ganglion sind blasse und große multipolare Gebilde. Zu seiten eines eigentümlichen faserigen Gewebes breitet sich das Ganglion aus und sendet Aste ab, die mit den Pigmentzellen in Verbindung treten. Zwar hat DROST diese Verbindungen im Schnitte nicht gesehen, aber er „zweifelt“ nicht an ihrem Vorhandensein, zumal die Pigmentzellen sich nicht wie indifferente Zellen völlig abmacerieren lassen, zuweilen sogar an einem sehr zarten Faden in der Untersuchungsflüssigkeit flottieren. Das Pigment der sich durch ihre beträchtliche Länge von den übrigen unterscheidenden Zellen ist von brauner Farbe, erfüllt den distal vom Kern gelegenen Abschnitt, oder vielmehr es umhüllt wie ein Mantel den Zellkörper. Der Papillennerv innerviert ferner das Organ, welches aus den bereits erwähnten Sinneszellen besteht.

DROST, der in den vorstehend referierten Beobachtungen offenbar die histiologischen Kriterien von Augen auf einer niedrigen Stufe der Entwicklung erblickt (seine physiologischen Betrachtungen sollen erst später gewürdigt werden), bezieht sich für seine Auffassung höchst unglücklicherweise auf SHARP und CARRIÈRE. Daß SHARP's Angaben über die als niedrig entwickelte Augen zu betrachtenden Pigmentzellen keinerlei Bedeutung beizumessen ist, habe ich bereits wiederholt dargethan. CARRIÈRE (6) hat in seinem Buche eine kurze und nicht ganz richtige Beschreibung des Arcaceenauges — denn auf diese weist DROST hin — gegeben, dieselbe aber durch seine Abhandlung „Über Molluskenaugen“ (Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXII) so wesentlich und in einer den Verhältnissen mehr entsprechenden Weise (cfr. dazu auch meine Angaben, II. Teil) modifiziert, daß von einer Ähnlichkeit der Augen von Arca mit den Gebilden bei Cardium, wie sie DROST annimmt, absolut nicht mehr die Rede sein kann.

Ganz anders wie die DROST'schen lauten die PATTEN'schen Angaben (32; p. 609—613). Nach diesem Autor ist auf dem Ende der Papillen, die er zuweilen gablig geteilt gesehen hat, in

welchem Falle jedes Teilstück ein Auge trug, unter dem Pigmentfleck ein Organ zu finden, welches alle charakteristischen Elemente eines Auges besitzt. Es besteht aus einer kugeligen Masse großer Zellen, die im Leben eine rötliche Substanz enthalten und durchsichtig sein sollen, so daß man durch sie hindurch das von einem glänzenden Tapetum reflektierte Licht erblicken kann. Die ganz außergewöhnlich einfache Retina, welche oblonge Gestalt hat, „consists of five or six rows of cells, the ends of which are directed inwards and rest upon the mass of connective tissue fibres, which serve at once as capsule and tapetum. The opposite extremities, near which situated the large, oval and sharply stained nuclei, appear to terminate in single nerve fibres, which pass out of the capsule, on the side opposite the pigmented band, and, bending at right angles, extend along the axis of the tentacle as isolated fibres“. Am Winkel dieser Retinazellen finden sich kleine Zellen mit intensiv gefärbten Kernen. Eine zarte Membran scheint sich zwischen der Retina und den roten Zellen auszuspannen. Das Tapetum ähnelt dem von Pecten und besteht aus Bindegewebszellen, deren Körper zu Membranen ausgebreitet sind, welche aus kleinen Licht brechenden Feldern sich zusammengesetzt zeigen. Auf Schnitten scheint das Tapetum aus feinen Fasern gebildet, die dann irrtümlich für Nervenfasern gehalten werden können. Die Zellen des Tapetum besitzen noch ihre Kerne, welche sehr zahlreich sind. Das Auge wird von dem Tapetum ganz eingehüllt; seine (des Tapetum) stärkste Seite ist die den Pigmentzellen anliegende und die der Basis der Papille zu gerichtete Partie, während es auf den beiden anderen Seiten, also der Papillenspitze und der Papillenachse zu einer dünnen hyalinen Membran reduziert ist, durch welche hindurch die Nervenfasern zur Retina treten. „It is thus evident, that the light must come from the summit of the tentacle, and indeed from the invaginated portion away from the pigmented side; the ends of the retina cells are therefore parallel to the rays of light, as we should expect.“ Ob die inneren Enden der Retinazellen Stäbchen haben, konnte PATTEN nicht definitiv entscheiden. Indessen neigt er zu dieser Annahme und betrachtet daher die breiten Zellen als Retinophoren und die ihnen anliegenden schmalen als Ganglienzellen und erkennt in beiden Bildungen die Homologa der gleichen Partien des Pecten Auges. Der zwischen hyalinem Teile des Tapetum und Ganglienzellschicht gelegene Abschnitt des Auges, der als Linse zu betrachten ist und wahrscheinlich noch in anderer Weise funk-

tioniert, besteht aus großen Zellen, welche indessen nicht auf diese Region allein beschränkt sind, sondern sich in doppelter Reihe fast durch die halbe Länge der Papillen erstrecken. Die Kerne der Zellen des Pigmentfleckes färben sich tiefer als die Kerne der übrigen Epithelzellen.

Seit WILL ist bekannt, daß das Tier die Papillenenenden beliebig einziehen oder ausstrecken kann. „The former process is accomplished by the contraction of longitudinal muscular fibres, the thickened, nucleated ends of which form a muscular ring attached to the inner surface of the hypodermis at the apex of the tentacle. By the contraction of these muscles only that part of the apex away from the eye will be invaginated. Even in the most extended natural condition the tip of the tentacles is never convex, but on the contrary, slightly concave.“

Der Annahme, daß dieses so gebaute Organ ein Auge ist, kann, so meint PATTEN, keine ernsthafte Opposition gemacht werden. Sein Bau ist außerordentlich einfach, demnach ist auch sein Leistungsvermögen ein sehr geringes. „I consider, therefore, that during the long and complicated series of changes necessary for the evolution of such an organ, it at one time probably reached a much higher structural, as well as functional condition, and that the present very simple organ is due to degeneration.“

Aus den vorstehend referierten Untersuchungen von DROST und PATTEN erhellt zunächst, daß beide Autoren als Auge von *Cardium edule* zwei ganz verschiedene Bildungen ansprechen. DROST hält die Pigmentzellen des Fleckes für die histiologischen Substrate des Sehorganes, PATTEN erwähnt diese Zellen nur nebenbei und betrachtet vielmehr ein Gebilde als Auge, das unter den Pigmentzellen in der Substanz der Papille gelegen ist. Und wie in diesem Hauptpunkte, so differieren beide Autoren auch so ziemlich in allen Nebenpunkten. Was bei DROST ein Haufen Ganglienzellen ist, das ist bei PATTEN die Linse; was DROST als Fasermasse beschreibt, die von FLEMMING'schen Binde substanzzellen produziert wird, das ist für PATTEN das Tapetum. Die die langen Haare tragenden Sinneszellen, welche sich auf der Spitze der Papille finden, erwähnt PATTEN nicht, während DROST die PATTEN'sche Ganglienzellenschicht, die Retina, das Septum nicht kennt. Nur darin sind beide Autoren einig, daß *Cardium edule* Augen hat.

Ich gehe nunmehr dazu über, die Resultate meiner eigenen Beobachtungen zu schildern, wobei ich mich zunächst auf ein rein

descriptives Verhalten beschränken, alle physiologischen Deutungen aber vermeiden will.

An der Innenfläche einer großen Zahl von Papillen, dicht an deren Spitze, findet sich ein meist kreisrunder, selten ovaler Fleck von gelbbrauner Farbe. Derselbe wird von cylindrischen Epithelzellen gebildet, deren Höhe  $14,4 \mu$ , deren Breite  $5,4 \mu$  beträgt, während der cuticulare Saum fast  $2 \mu$  dick ist. Die Zellen haben kreisrunde basal gelegene Kerne, deren Durchmesser dem Breiten-durchmesser der Zellen entspricht. Zwischen Kern und cuticularem Saume ist das Pigment gelegen, welches den Zelleib prall erfüllt und aus dicht gedrängten kleinen Körnern besteht. Zuweilen verdeckt das Pigment auch die Kerne. Die basale Grenze dieser Epithelzellen ist nicht scharf ausgesprochen; man findet keine deutliche Linie, aber man sieht auch nicht eine wurzelförmige Ausfaserung derselben, sondern erkennt nur, daß das subepitheliale, eigentümlich körnig erscheinende Gewebe bis in die Nähe der Epithelkerne reicht und erst von diesen sich durch differente Färbung etwas schärfer absetzt. Nach unten innen geht das Pigmentepithel in das gewöhnliche wimperlose Papillenepithel über, das sich zu zahlreichen Zotten gruppiert hat. Der Übergang nach oben außen zur Papillenspitze ist etwas anders, indem nämlich eine leichte Einziehung des völlig pigmentfreien epithelialen Belages zu erkennen ist, welche dadurch entsteht, daß die an die Pigmentzellen angrenzenden ersten beiden nicht pigmentierten Zellen niedriger sind, als jene. Bis zur Spitze oder vielmehr bis zu der Stelle hin, wo die Kuppe der Papille in die Außenfläche umbiegt, ist der epitheliale Belag ganz glatt, wie in der Pigmentregion; erst die Außenfläche zeigt wieder starke Faltenbildung. Diese glatte Epithelstelle besitzt etwa zwei Drittel der Ausdehnung des Pigmentfleckes; die Zellen sind etwas niedriger als die pigmentierten, von cylindrischer Gestalt, mit basal gelegenen kreisrunden Kernen und mit einem ziemlich dicken cuticularen Saume versehen. Weder in der pigmentierten noch in der pigmentfreien Region bis zur Spitze sind besonders gestaltete Sinneszellen vorhanden; auch findet sich das von früher her an einzelnen Papillen bekannte Sinnesorgan in der Spitze nicht vor. Basalwärts von dem Epithel der Papillenspitze, nach innen, d. h. axialwärts vom Pigmentepithel, findet sich in der Substanz der Papille ein eigentümliches Gebilde von eiförmiger Gestalt, dessen kleiner Durchmesser distal-proximal orientiert ist. In einem durch die Medianebene desselben gelegten Schnitte erkennt man, daß

es aus zwei Teilen zusammengesetzt ist. Der eine Teil, welcher an die pigmentfreie Region angrenzt und nach innen, der Papillenachse zu, gelegen ist, besteht aus großen vielstrahligen Zellen, die untereinander zusammenhängen. Dieselben haben ein sehr zart granuliertes Plasma und große ovale, blasse Kerne, deren jeder einen Nucleolus enthält. Der andere Teil des Gebildes, welcher dem vorigen an Umfang gleich ist, liegt dem Pigmentepithel an und bildet zugleich gewissermaßen ein basales Polster des vorigen. Er ist sehr dicht und grob granuliert und enthält zahlreiche kleine teils kreisrunde, teils ovale Kerne, die sich intensiv gefärbt haben. Weder sieht man einen Nerven an das Gebilde herantreten, noch ist dasselbe durch bindegewebige Scheiden besonders abgegrenzt.

Bei dem Tiere, von dem die obige Schilderung entnommen ist, hatten alle sogenannten Augenpapillen ausnahmslos das gleiche Aussehen.

In Präparaten, die von einem anderen Exemplare von *Cardium* stammten, war folgendes zu sehen: Die Epithelzellen der Pigmentregion sowie die pigmentfreien bis zur Außenfläche haben denselben Charakter wie die vorhin beschriebenen. Die Papillenspitze ist ein wenig napfförmig eingezogen (Fig. 16). Das in der Substanz der Papillenspitze gelegene Gebilde, das auch hier von eiförmiger Gestalt ist, ist von einigen Bindegewebsfasern eingeschidet und so deutlich von der Papillensubstanz sowohl wie vom Epithel abgesetzt (Fig. 16). Man sieht an diesem Gebilde wiederum eine Zweiteilung. Die eine Partie, welche an Masse bedeutend geringer ist, liegt unter dem Pigmentepithel und zieht sich basalwärts bis zur halben Höhe der Außengrenze des Gebildes. Sie hat sichelartige Gestalt und kehrt ihre konvexe Seite der Papillensubstanz, bez. der einschheidenden Bindegewebschülle, ihre konkave Seite der anderen Partie zu. In ihr liegen zerstreut kleine, ovale, sehr intensiv gefärbte Kerne, welche den bogenförmigen Konturen der Partie parallel gerichtet sind (Fig. 16 *gd*). Bei Anwendung starker Systeme sieht man, daß sie von kleinen, dicht gedrängt stehenden Tropfen gebildet wird, welche in Bismarckbraun eine gelbbraune Färbung angenommen haben. Die andere, bedeutend mächtigere Partie, welche im Gegensatze zu der stets intensiv sich tingierenden Sichel blaß gefärbt ist, wird ihrerseits wiederum in zwei Abschnitte zerlegt. Und zwar geschieht dies durch eine schmale Bindegewebslamelle, welche von der unter dem pigmentfreien Epithel gelegenen Partie der einschheidenden Hülle stammend zunächst dem konkaven Kontur der

Sichel anliegt, sich dann von derselben trennt und quer durch den hellen Abschnitt bis fast zur äußeren Grenze zieht (Fig. 16 s). Die beiden Partien, die somit in demselben Abschnitte des Gebildes entstehen, sind von sehr verschiedener Größe und zeigen anscheinend sehr verschiedene Zellenarten. Distal von dem Septum, also zum Epithel zu, liegt die größere Partie, welche zahlreiche sternförmige Zellen enthält, die miteinander nicht in Verbindung treten. Das Plasma der Zellen ist zart granuliert und enthält große bläschenförmige Kerne mit je einem Kernkörperchen (Fig. 16 s). Basalwärts von dem Septum, zwischen diesem und der Sichel, ist die Färbung eine etwas intensivere. Die Zellen dieser Partie sind in ihrer Gestalt nicht genau zu erkennen, weil die gegenseitigen Konturen nicht zu sehen sind. Die Kerne liegen der Lamelle dicht an und bilden eine Reihe (Fig. 16 s); sie sind kleiner und intensiver gefärbt als die der vorigen Partie.

Dicht unter dem Epithel der Spitze, da wo letztere in die Außenfläche umbiegt, findet sich ein Komplex von Kernen, die sich durch ihre blassere Färbung von den Kernen des Bindegewebes deutlich unterscheiden (Fig. 16 gs). Das Plasma der Zellen, in welchem sie liegen, hat sich nur wenig gefärbt, immerhin aber intensiver als das der Zellen des eiförmigen Gebildes. In diesem Kernkomplexe sieht man zahlreiche durcheinander gewirrte Fäden, welche nicht bindegewebiger Natur sind, sondern eher als Nerven-fibrillen betrachtet werden müssen. Sie sind weicher als die Fibrillen der Binde substanz, stellenweise leicht varikös; einen Zusammenhang desselben mit dem Papillennerven habe ich allerdings nicht gesehen.

An Präparaten, die von einem dritten Tiere angefertigt waren, stellten sich die Verhältnisse in mancher Hinsicht wiederum anders dar. Die Zellen der Pigmentregion nehmen nach der Basis der Papille hin an Größe bedeutend zu, so daß ihr Höhenmaß an der proximalsten Stelle des Fleckes fast das Doppelte von dem an der distalsten Stelle beträgt (Fig. 17 pi). Das Pigment besteht, wie auch bei den vorigen Tieren, aus kleinen gelbbraunen Körnern; außerdem findet sich aber in jeder Zelle mindestens ein Pigmentkorn, manchmal aber auch mehr, das die übrigen an Größe um ein Vielfaches übertrifft (Fig. 17 pi). Diese großen Pigmentkörner sind von gelber Farbe und haben einen eigentümlichen, fast an Öltropfen erinnernden Glanz. Das Gebilde, welches das Hauptcharacteristicum dieser Papillen darstellt, reicht nach außen hin nur wenig über die Achse der Papille hinaus, liegt



innen der distalen Hälfte der Pigmentregion dicht an, während es zu der proximalen Hälfte derselben keine Beziehungen hat; es ist also nur halb so groß wie der Pigmentfleck (Fig. 17). Ebenso steht es nur mit einer kleinen und zwar der inneren Partie des pigmentfreien Epithels der napfförmig eingezogenen Papillenkuppe in Konnex (Fig. 17). Seine Form ist hier nicht die eines Ovolds, sondern die einer Kugel. Man hat auch hier die Zweiteilung zu konstatieren. Der kleinere, sichelförmig gestaltete Teil, welcher die innere und die basale Partie einnimmt und sich in einem aberranten Fortsatze bis zum Epithel der Außenfläche hinzieht (Fig. 17 *gd*), besteht aus kleinen, dicht gedrängten Tropfen, die sich im EHRLICH-BRONDI'schen Dreifarbengemische intensiv dunkelviolettfärbt haben, in denen aber Kerne nicht zu sehen sind. Die einschneidende Bindegewebsschicht besteht hier aus einer Lamelle, welche nur an dem zweiten Teile des Gebildes zu sehen ist, außen auf der sichelförmigen Tropfenmasse aber nicht vorkommt. Diese bindegewebige Lamelle sendet nach innen in dem basalen Abschnitte des Gebildes einen feinen Fortsatz, der quer durch den zweiten hellen Teil zieht und diesen in zwei ungleiche Abschnitte zerlegt (Fig. 17 *s*). Der größere distale enthält große polyedrische Zellen, die eng aneinander liegen, sehr zarte Plasmastruktur besitzen und je einen großen mit Nucleolus versehenen Kern haben (Fig. 17 *s*). Der proximal vom Septum gelegene Abschnitt besteht aus nur wenigen kleinen, dunkel granulierten und sich intensiver als die vorigen färbenden Zellen, deren Kerne alle in einer Reihe liegen, dicht an der bindegewebigen Scheidewand (Fig. 17 *s*). Ebenso wie bei dem vorhin beschriebenen Gebilde ist auch hier in der Spitze, dem Epithel der Außenfläche genähert, ein Komplex von Kernen zu sehen, die, in schwach granulierter protoplasmatischer Substanz gelegen — Zellkonturen sind nicht zu beobachten — sich auf den ersten Blick von den Kernen der Binde-substanz durch ihr blasses Aussehen und ihre bläschenförmige Beschaffenheit unterscheiden (Fig. 17 *gs*). Jeder Kern enthält einen Nucleolus. Zwischen den Kernen findet sich eine faserige Masse, deren Zusammenhang mit dem Papillennerven zwar nicht direkt zu sehen, wohl aber aus der Serie zu konstruieren ist.

In den proximalen Teilen der Papillen kommen spärlich in unregelmäßiger Anordnung die von der Siphon-Innenfläche her bekannten FLEMMING'schen Zellen vor (Fig. 17 *fs*).

Bei einem vierten Exemplare endlich zeigten sich wiederum die Details der hier interessierenden Bildung in anderer Weise.



Hier ist zunächst der Pigmentfleck bedeutend kleiner, als in den bisher beschriebenen Papillen, die pigmentlose Zone von ihm bis zur Außenfläche bedeutend größer (Fig. 18 *pi*). Der etwa  $45\ \mu$  in linearer Ausdehnung messende Fleck setzt sich in die nicht pigmentierte Partie fort, welche nach einer kurzen Wölbung in eine napfförmige Einsenkung in der Spitze übergeht. Die pigmenthaltigen Zellen und die ihnen distalwärts benachbarten pigmentfreien zeigen das gleiche Verhalten, wie es bisher gefunden wurde. In der Bucht an der Spitze sind die Epithelzellen sehr schmal und tragen auf ihrem cuticularen Saume sehr hohe Borsten (Fig. 18 *so*). Hier haben wir also wieder das Sinnesorgan, welches von den pigmentfleck-freien Papillen her bekannt ist. Unter den von mir untersuchten Cardien war dies das einzige Exemplar, bei dem auf den sogenannten Augenpapillen das Organ deutlich durch die vorhandenen Sinnesborsten zu erkennen war. Daß da, wo dieselben nicht wahrgenommen wurden, die Borsten zerstört waren und dadurch die Existenz der Seitenorgane nicht erkannt wurde, ist, namentlich im Hinblick auf die noch zu würdigenden Kernkomplexe, wahrscheinlich, wobei allerdings hervorzuheben ist, daß bei denjenigen Papillen, welche den sogenannten Augenfleck nicht, wohl aber das Seitenorgan besaßen, die Sinnesborsten gut erhalten waren. Immerhin aber weist das Erhaltensein der Borsten hier (Fig. 18 *so*) darauf hin, daß die Fixierung eine besonders gute war, und darum sind die folgenden Einzelheiten zur Beurteilung des Pigmentfleckes von hervorragender Bedeutung. Was das diese Papillen charakterisierende Organ anlangt, so kann man auch hier eine Zweiteilung konstatieren, doch sind die Grenzen bez. die Größenverhältnisse beider Teile nicht die gleichen wie vorher (Fig. 18). Die früher als halbmondförmige Sichel beschriebene Partie überwiegt hier bedeutend an Masse über die andere Partie und hat eine ganz unregelmäßige Gestalt (Fig. 18 *gd*). Sie reicht namentlich basalwärts viel tiefer in die Substanz der Papille herab, als dies bei den bisher betrachteten Gebilden der Fall war. Während diese nie die proximale Grenze des Pigmentfleckes erreichten, deckt hier das Pigmentepithel nur einen Teil der aus dicht gedrängten Tropfenmassen bestehenden Partie (Fig. 18). Diese Tropfenmassen sind von unregelmäßigen Spalten unterbrochen, welche bei schwacher Vergrößerung dem Ganzen ein Aussehen verleihen, als bestünde es aus Fasern. In den Massen liegen unregelmäßig zerstreut zahlreiche ovale Kerne, die sich sehr intensiv färben;

diese sind mit ihrer Längsachse im basalen Teile der Masse so orientiert, daß dieselbe in der Richtung vom Epithel der Innen- zu dem der Außenfläche geht, während sie unter dem Pigmentepithel in der Längsachse der Papillen liegen (Fig. 18 *gd*). Die zweite, hier sehr viel schwächer als sonst erscheinende Partie besteht aus großen polyedrischen Zellen, welche dicht aneinander liegen, zart granuliert sind und je einen großen bläschenförmigen Kern mit einfachem Kernkörperchen haben. Sie haben in ihrer Gesamtheit etwa halbmondförmige Gestalt, ruhen auf der Tropfenmasse auf und nehmen einen Teil der distalen und einen Teil der äußeren Wand des Organes ein, so wie dies Fig. 18 *s* zeigt. Eine Einscheidung des Gebildes durch eine besondere bindgewebige Hülle und ein von dieser ausgehendes, dasselbe durchsetzendes Septum ist hier nicht vorhanden. Wie bei den Papillen ohne deutliches Seitenorgan findet sich auch an diesen in der äußeren Ecke der Kuppe jener Komplex von Kernen mit all den bereits erwähnten Eigentümlichkeiten (Fig. 18 *gs*).

An quergeschnittenen Papillen dieses Exemplares erkennt man, daß die Tropfenmasse die Partie der hellen, großkernigen Zellen wie eine Kapsel umgiebt (Fig. 19 *gd*). Man trifft im Schnitte zuerst nur Tropfen, dann treten, allmählich an Zahl zunehmend, die Zellen auf, um schließlich wieder völlig den Tropfen zu weichen. Hier umhüllen also die Tropfenmassen die rein zellige Partie ganz.

Der Nerv verläuft in allen diesen Papillen in der Achse; auf einem Medianschnitte durch das Gebilde ist er aber nie oder nur selten und dann nur bruchstücksweise zu treffen, weil die Medianebene des Gebildes mit der der Papille — diese so geschnitten, daß Außen- und Innenfläche zugleich zu sehen sind — nicht zusammenfällt, das Gebilde also nicht genau central in der Papille liegt.

Ich habe in vorstehenden Zeilen detailliert die Ergebnisse meiner an vier verschiedenen Individuen von Cardium angestellten Beobachtungen geschildert, um zu zeigen, daß die zur Diskussion stehende Bildung keineswegs in allen Punkten ihres Baues bei den verschiedenen Exemplaren übereinstimmt. Namentlich die Abweichungen in der Struktur bei dem letzten, bestkonservierten Exemplare von der der ersterwähnten sind nicht unbedeutende. Aber nicht bloß bei verschiedenen Exemplaren, sondern auch in den verschiedenen Papillen desselben Tieres sind die erhaltenen

Resultate nicht kongruent; vielmehr finden sich stets mehr oder minder beträchtliche Differenzen vor. Wohl sind allenthalben Pigmentepithel, Tropfenmasse und helle Zellen vorhanden; doch die Beziehungen dieser Elemente zu einander sind wechselnde und so inkonstante, wie sie bei einem als „Auge“ funktionierenden Organe bei derselben Species, wenn wir die an den verschiedenen „Augen“ desselben Tieres sich findenden Differenzen beiseite lassen, nicht vorkommen dürfen, selbst dann nicht, wenn man verschiedenaltige Tiere untersucht. Denn wir müssen festhalten, daß eine Funktion, wie die des Sehens, sei dieselbe auch noch so gering entwickelt, stets an die gleichen histiologischen Substrate gebunden ist, die in ihrer Ausbildung und Gruppierung bei den einzelnen Arten einer Gattung oder Familie tiefgreifende Verschiedenheiten zeigen können, bei den Individuen derselben Art dagegen absolut übereinstimmen müssen. Es ist nicht denkbar — und kommt auch sicher nicht vor —, daß ein wirklich funktionierendes Auge bei den Individuen derselben Art unter normalen Bedingungen auch nur einigermaßen beträchtliche Differenzen in seinem Baue darbieten kann; die Elemente eines Auges müssen nicht bloß bei allen Individuen die gleichen sein, sie müssen auch unbedingt und unter allen Umständen in stets derselben Gruppierung und stets in der bis ins feinste Detail hinein übereinstimmenden Ausbildung vorhanden sein. Ist das nicht der Fall, kommen Differenzen vor, wie sie das letzterwähnte, wie auch das erste Exemplar untereinander und von dem zweiten und dritten darbieten, so ist der Zweifel berechtigt, ob wir es wirklich mit einem wenn auch auf tiefer Stufe der Ausbildung stehenden Auge zu thun haben, oder ob nicht eine andere Funktion vorliegt.

Bevor ich indessen diese Frage definitiv zu beantworten versuche, muß ich erst meine Resultate mit den histiologischen Ergebnissen von DROST (9) und PATTEN (32) vergleichen.

Beide Forscher haben vieles richtig erkannt, aber auch vieles total verkannt. Es ist durchaus zutreffend, wenn DROST die Tropfenmassen als ein Derivat der FLEMMING'schen Binde-substanzzellen erklärt, denn in der That werden dieselben von derartigen Zellen sezerniert. Nur sind letztere nicht identisch mit den kleinen ovoiden Zellen, wie sie sonst vorkommen, sondern es sind ganz andere, von DROST in ihrer Bedeutung völlig verkannte Gebilde, welche zu den Tropfenmassen in genetischer Beziehung stehen. Wenn DROST sie als Fasermassen bezeichnet, so ist der Irrtum, wie bereits früher bei Besprechung der pigmentfreien

Papillen angemerkt wurde, auf die nicht geeignete Färbungsmethode zurückzuführen, deren DROST sich bediente; Anilinfarben oder Doppeltinktionen lassen darüber keinen Zweifel, daß die Fasermassen von DROST Tropfenkonglomerate sind. Völlig verkannt worden aber sind dieselben von PATTEN. Es ist mir kaum verständlich, wie dieser Forscher hier Bindegewebsfibrillen mit eingelagerten glänzenden Körperchen beschreiben und somit die Tropfenmassen als Tapetum deuten konnte. Hätte PATTEN geeignete Tinktionsmethoden verwendet, so wäre er sicher nicht in diesen Irrtum verfallen; denn so färbt sich faseriges Bindegewebe niemals, wie es die Tropfenmassen z. B. in dem EHRLICH-BIONDISCHEN Farbungsmisch oder in Bismarckbraun thun.

Die hellen, bald polyedrisch, bald polyklon erscheinenden Zellen sind von DROST als Ganglienzellen, von PATTEN als Linse gedeutet worden. Die basalwärts des sogenannten Septum liegenden Zellen, deren Kerne zuweilen in einer Reihe angeordnet sind, hat DROST gar nicht beschrieben, PATTEN als Retinazellen bezeichnet.

Was zunächst die Deutung der hellen großen Zellen mit bläschenförmigem Kerne als Ganglienzellen anlangt, so begründet DROST dieselbe durch die Angabe, daß der Papillennerv in diese Zellen, welche das Augenganglion bilden sollen, übergehe. Von einem solchen Übergange aber habe ich nichts gesehen. Die Konfiguration des Organes ist auch stets so, daß da, wo der Nerv eintreten könnte, die Sekretmassen liegen, welche letztere, nach ihrer tinktorialen Reaktion zu schließen, als Giftmassen betrachtet werden müssen. Den Zusammenhang der Nerven mit zelligen Gebilden überhaupt konnte ich zwar nie direkt in einem Schnitte finden, wohl aber aus der Serie rekonstruieren, und die Gebilde, mit welchen der Nerv sich verband, waren dann stets und ausnahmslos nur die oben erwähnten Kernkomplexe. Die Zellen, welchen diese Kerne angehören, sind allerdings Ganglienzellen, sie innervieren aber nicht die Zellen des Pigmentfleckes, sondern die des Seitenorganes, wofür die Beweise von mir bereits früher bei Besprechung der „augenlosen“ Papillen beigebracht wurden. Die großen hellen Zellen von polyedrischer Gestalt aber haben mit dem Nerven nichts zu thun, die gegenteilige Angabe von DROST kann ich nur als Irrtum bezeichnen; sie sind daher auch nicht als Ganglienzellen zu betrachten. Bilden sie also, wie PATTEN will, in ihrer Gesamtheit eine Linse? Wenn PATTEN nur den geringsten Beweis für diese Deutung beigebracht hätte. Dadurch,

daß er ganz einfach das ganze Gebilde für ein Auge erklärt und nun die fraglichen Zellen wegen ihrer Lagerung für Linsenzellen anspricht, ist doch der Beweis sicher nicht erbracht. Denn wie die abweichende Auffassung von DROST lehrt, braucht man das Gebilde als ein Auge gar nicht zu betrachten und kann bei Cardium dennoch eine Sehfunktion anerkennen. Da ich mich der PATTEN'schen Auffassung nicht anschließe, so bilden für mich die hellen Zellen auch keine Linse und sind die proximalwärts des Septum gelegenen Zellen keine Retinazellen. Die ganze Darstellung von PATTEN, die beherrscht wird von dem Grundgedanken, bei Cardium die Augen zu finden, die dieser Muschel zukommen sollen, ist eine durchaus phantastische. Sekretmassen werden als Tapetum, große Zellen als Linsenzellen, kleine als Retinazellen mit Stäbchen gedeutet, ohne daß für die Deutung der histiologische Bau auch nur eine Spur von Berechtigung bietet. Es ist daher auch ganz unmöglich, die PATTEN'schen Angaben und seine an dieselben geknüpften phylogenetischen Exkurse zu diskutieren. Wer die Verhältnisse, um welche es sich bei Cardium handelt, aus eigener Anschauung kennt, der sagt sich sofort, daß die ganzen Ausführungen von PATTEN, mögen dieselben auch durch eine schöne Abbildung illustriert sein, vollkommen falsch sind.

Ich habe in meiner obigen Darstellung meiner eigenen Befunde, die von verschiedenen Exemplaren gewonnen wurden — im ganzen habe ich acht Cardium edule auf diese Verhältnisse untersucht — das Septum erwähnt und dabei ausgeführt, daß es von einer das sogenannte Auge einscheidenden Bindegewebsslamelle abstammt. Die Ausdrücke „Septum“ und „einscheidende Bindegewebsslamelle“ sind aber nur der Bequemlichkeit halber gewählt, um für die Beschreibung eine präzise Bezeichnung zu haben; eine physiologische Berechtigung für eine solche Benennung ist durchaus nicht vorhanden. Ich mußte mich oben zunächst an die durch die vorliegenden Untersuchungen gegebenen Erklärungen halten, ohne damit für die eigene Ansicht etwas zu präjudizieren. Nach meiner Auffassung ist das von PATTEN als Auge, von DROST als Ganglion und Fasermasse (Tropfenmasse) gedeutete Gebilde kein einheitlicher Körper, kein in sich abgeschlossenes Organ. Denn ebenso oft, wie man die einhüllende Bindegewebsslamelle und das Septum trifft, ebenso oft vermisst man sie, und das sogenannte Organ geht ohne scharfe Grenze in die Umgebung über. Namentlich das Septum und die ihm sich anlagernden Zellen sind rein zufällige Erscheinungen, denen eine fundamentale Bedeutung, wie

sie ihnen PATTEN vindiziert, entschieden nicht zukommt. Es handelt sich bei der in Rede stehenden Bildung meines Erachtens um einen Komplex von ungewöhnlich großen FLEMMING'schen Binde substanzzellen, welche die Tropfenmassen produzieren. Was mich zu dieser Deutung bestimmt, ist namentlich der Umstand, daß man die großen hellen Zellen mit bläschenförmigem Kerne nicht bloß hier, sondern auch in der Substanz der betreffenden Papillen in allerdings geringer Menge antrifft. Es scheint, daß PATTEN etwas Ähnliches gesehen hat, wenn auch aus seiner Angabe das nicht mit Sicherheit zu entnehmen ist. Man findet in den Maschen der Binde substanz dieser Papillen große Zellen liegen, in deren zart strukturiertem Plasma große bläschenförmige Kerne mit deutlichem Kernkörperchen enthalten sind. Nur daß diese Zellen keine polyedrische Gestalt haben; aber diese letztere Formeigentümlichkeit, welche an den in der Papillenspitze gelegenen Zellen auffällt, ist lediglich ein Produkt der Konservierung. Durch die bei derselben eintretende Schrumpfung werden die Zellen aneinander gepreßt und nehmen infolgedessen jene Gestalt an. Sie sind es, welche die Sekretmassen produzieren, und darum trifft man sie auch in bald größerer, bald geringerer Zahl in der Spitze der Papille an, je nachdem die Sekretmassen spärlich oder reichlich vorhanden sind. Es wurde oben erwähnt, daß die dem sogenannten Septum anliegenden Zellen sich dunkler färben als die polyedrischen. Es ist diese intensivere Tingierbarkeit ein Zeichen der Umwandlung des Zellplasma in Sekret, wozu als zweites Zeichen noch hinzukommt, daß der ursprünglich zart granuliert Zellleib pari passu mit dem sich verändernden Verhalten gegen Farbstoffe grob granuliert wird. Diese grobe Granulierung ist der erste Ausdruck für den beginnenden Tropfenzerfall. Mit der allmählichen Umwandlung des Zellplasma hält gleichen Schritt eine Veränderung des Zellkernes. Derselbe, im Anfange, d. h. in der Ruhe, groß und bläschenförmig, verliert allmählich an Umfang, nimmt aber gleichzeitig an Färbungsvermögen zu, bis er in den Tropfenmassen, also nach vollendeter Sekretion, ein fast stäbchenförmiges Aussehen zeigt und sich sehr intensiv tingiert. Die Anhäufung dieser sekretorisch thätigen Binde substanzzellen in der Spitze der Papille kann man aber, wie bereits angemerkt, nicht als ein besonderes Organ, als eine Drüse bezeichnen, weil eine scharfe Abgrenzung mangelt. Immerhin aber finden wir in der Spitze der mit einem Pigmentfleck versehenen Papillen Sekretmassen amorpher Natur in großer Menge vor, und



diese Menge ist es, welche die Gegend vor anderen charakterisiert. Die Ausmündung des Sekretes findet, wie der Papillenbau zeigt, auf der Seite des Pigmentepithels wahrscheinlich durch interepitheliale Lücken statt.

Diese Erkenntnis, daß das sogenannte Auge eine Sekretmasse ist, erklärt zur Genüge die wechselnden Bilder, welche man bei der mikroskopischen Untersuchung erhält. Es ist ohne weiteres klar, daß die Variabilität der Erscheinung bedingt wird durch die verschiedenen Stadien der Sekretbereitung, in welchen sich die Zellen in den einzelnen Papillen und bei verschiedenen Tieren befinden, bez. durch die verschiedene Massenhaftigkeit des Sekretes, das zur Zeit der Fixierung in den Papillen vorhanden war. Man muß bei Beurteilung der abweichenden Resultate, welche man erhält, ferner noch in Betracht ziehen, daß dann, wenn man ein ganz frisches Tier in die Fixierungsflüssigkeit einbringt, infolge der brusken Kontraktion aller Papillen sehr leicht Sekretmassen aus dem Gewebe ausgepreßt werden können, was nicht oder in nur geringem Maße der Fall sein wird, hat man das Material vorher langsam abgetötet oder betäubt.

Indem ich somit das sogenannte Ganglion von DROST, das Auge von PATTEN als einen Komplex sekretorisch thätiger Zellen bezeichne, habe ich implicite die von dem ersteren Autor gegebenen physiologischen Erklärungsversuche abgelehnt. Nach DROST besitzt *Cardium edule* ein geringstes Sehvermögen, die Unterscheidung von Licht und Schatten, „wenn auch diese Begabung gewissermaßen eine einseitige zu nennen ist. Denn nur bei plötzlichem Überschatten scheint es einen Reiz zu spüren, es zieht sofort die Siphonen ein, als ob eine Gefahr ihm drohe, gerade wie bei der Berührung durch einen fremden Gegenstand“ (9; p. 19 d. S.-A.). Es heißt dann weiter am Ende derselben Seite: „wie es für eine erhaltungsmäßige Brauchbarkeit des Sehorgans schon die Überlegung fordert, wird auch durch einen sehr schwachen Schatten ein Reiz ausgeübt.“ In der Abendstunde oder bei bewölktem Himmel reagieren nach DROST die Tiere sehr viel leichter auf Verdunkelung als am Tage bei hellem Lichte. Im übrigen soll das Verhalten der Cardien in der Gefangenschaft ein sehr verschiedenes sein; diejenigen, welche gegen leise Erschütterungen sich sehr empfindlich zeigten, wären es auch auf verschiedene Beleuchtungsgrade.

Es ist zunächst durchaus irrig, wenn DROST den Schatten als einen Reiz bezeichnet. Ein Reiz kann immer nur von etwas



Positivem, also in diesem Falle vom Lichte, ausgeübt werden, niemals aber von einer Negation. Und Schatten ist eine Negation, die des Lichtes nämlich. Wenn das retinale Pigment bei hoch entwickelten Augen sich von den Stäbchen unter dem Einflusse der Dunkelheit zurückzieht, so ist das nicht das Resultat eines Reizes. Im Vertebratenauge umhüllen normalerweise die Pigmentzellen durch Fortsätze die Stäbchen; das Pigment zieht sich aus letzteren im Dunkeln zurück, weil der Reiz, der die Ausstreckung desselben bedingt hat, das Licht, fortfällt. Die Zellen kehren gleichsam in die Ruhelage zurück, wie eine Amöbe durch Einziehen der Fortsätze und Annahme der Kugelgestalt in die Ruhelage zurückkehrt. Sind also die oben referierten Beobachtungen von DROST richtig, dann müßte man sagen, daß die durch das Beschatten hervorgerufene Kontraktion der Siphopapillen das Zurückgehen dieser Gebilde in die Ruhelage andeutet. Auf Pecten kann man hierbei nicht exemplifizieren, denn diese Muschel sieht wirklich, weil sie gut ausgebildete Augen hat. Sie nimmt den Schatten als den Ausdruck eines zwischen sie und die Lichtquelle tretenden Körpers wahr, und diese Wahrnehmung, d. h. das auf der Retina erzeugte Bild löst die Reaktion — den Schalenschluß — aus. Von solch einer Wahrnehmung kann hier bei Cardium aber darum nicht die Rede sein, weil diese Muschel ein ausgebildetes Auge eben nicht besitzt; die von DROST beobachteten Erscheinungen sind daher auch nicht als die Äußerungen eines Sehvorganges zu betrachten.

Ich kann nicht umhin, das, was DROST von seinen über das Sehen von Cardium angestellten Experimenten erwähnt, mit einigem Mißtrauen zu betrachten. Sollen derartige Versuche, die für die Erkennung taktiler Empfindlichkeit allenfalls hinreichen, in so intrikaten Fragen, wie das Sehen der Tiere, irgendwie beweiskräftig sein, so müssen sie unter Bedingungen angestellt werden, welche den natürlichen Existenzbedingungen der Tiere möglichst nahe kommen. Ob das aber bei den DROST'schen Versuchen der Fall gewesen, ist mir sehr zweifelhaft. Es genügt keineswegs, daß man die Tiere in einem mit Sand bedeckten Bassin hält, es ist durchaus nötig, daß das Wasser in beständiger Cirkulation erhalten wird; denn geschieht dies nicht, so sind pathologische Momente vorhanden, die eine Hypersensibilität hervorrufen können, welche die Resultate fälscht.

Ich kann mich also der Auffassung von DROST nicht anschließen, wonach die Pigmentflecken als Augen zu betrachten sind, und kann daher auch den von ihm gegen CARRIÈRE aus-

gesprochenen Tadel nicht billigen. CARRIÈRE war vollkommen im Rechte, wenn er die Besprechung dieser Bildungen in seinem Buche über die Sehorgane der Tiere (6) nicht unternahm.

Ganz sonderbar ist die Meinung von DROST, daß die Stellung der Pigmentflecken auf der Innenfläche der Papillen besonders beweisend für die Augennatur derselben sein soll. „Steckt Cardium in seiner gewöhnlichen Lage im Sande, so daß das hintere Ende emporgerichtet ist, so ragen die ausgedehnten Siphonen nur ein wenig hervor, und die Cirren sind ringsum fast horizontal gestreckt. Die vielen Augen umspannen dann ein möglichst großes Gebiet und sind nach oben gekehrt, woher in solcher Lage der Muschel die Lichtstrahlen auf sie fallen“ (l. c. p. 19 d. S.-A.). Sehr vorteilhaft für das Tier kann man aber, wie ich im Gegensatze zu DROST meine, die nach oben gerichtete Stellung der angeblichen Augen nicht gerade nennen, denn nunmehr sieht das Tier nichts von dem, was sich ihm seitlich nähert, und es kann daher sehr leicht Angriffen erliegen, gegen die ihn besser gestellte Augen hätten schützen können. Wohl aber ist diese Stellung wichtig, wenn man die Pigmentflecke als lichtempfindliche, wenn auch nicht als Licht empfindende Partien betrachtet. Man muß nämlich die Begriffe der Lichtempfindlichkeit und der Lichtempfindung streng auseinanderhalten; die letztere kann ohne die erstere nicht existieren, erstere wohl aber ohne letztere. Ich will in diesem Abschnitte der Arbeit auf diese Frage nicht näher eingehen, dieselbe vielmehr erst in den allgemeinen Betrachtungen erörtern. Diese Unterscheidung aber hat weder DROST gemacht, noch sein Gewährsmann SHARP, dessen unglückselige Arbeit „on the visual organs in Lamellibranchiata“ wie in allen anderen Punkten, so auch in diesem eine vollkommene Begriffsverwirrung zeigt.

Lichtempfindlichkeit besitzt Cardium wahrscheinlich in hohem Grade, und diejenigen Elemente, welche lichtempfindlich sind, sind die Pigmentflecken auf der Innenfläche einer großen Zahl von Siphonpapillen. Das regelmäßige, streng lokalisierte Vorkommen des Pigmentes spricht für diese Auffassung, die durch die indifferente Struktur der Flecken, welche mit einem Auge nichts gemein hat, entschieden gestützt wird.

Es erübrigt noch die Betrachtung des Mantelrandes.

Aus der Beschreibung der makroskopisch erkennbaren Eigentümlichkeiten der hier interessierenden Körperteile von Cardium

edule ist bekannt, daß der Mantelrand sich in zwei Falten aufspaltet, von denen die äußere längs der Basen der Siphonen, der Schaleninnenfläche dicht anliegend, dahinzieht. Diese Falte soll zunächst besprochen werden. Dieselbe zeigt sich auf mikroskopischen Schnitten stets aus drei auf einem gemeinsamen Stiele sitzenden Falten zusammengesetzt (Fig. 20), nicht bloß aus zwei, wie DROST angiebt und zeichnet. Zwischen der inneren und mittleren entsteht die Epicuticula (Fig. 20 *cu*). Die mittlere der sekundären Falten hat etwa konische Gestalt, die beiden anderen sind unregelmäßig gebildet. Die Außenfläche geht kontinuierlich in die Außenfläche des Mantels über, während die Innenfläche des Stieles sich in die Außenwand der Siphonen ununterbrochen fortsetzt. Das Epithel der Innenfläche des Stieles und der sekundären Falten besteht aus cylindrischen,  $9\ \mu$  hohen,  $5,4\ \mu$  breiten Zellen, deren cuticularer Saum kaum  $0,6\ \mu$  dick ist; die basal gelegenen kreisrunden Kerne haben einen Durchmesser von  $3,6\ \mu$ . Sinneszellen sind zwischen den indifferenten im Schnitte nicht erkennbar. Auf der Außenfläche besteht das Epithel, das an der Epicuticulabildung beteiligt ist, aus  $16,2\ \mu$  hohen,  $3,6\ \mu$  breiten Zellen mit basal gelegenen ovalen Kernen. Die Mittelfalte, die an ihrer inneren Fläche ebenfalls an der Epicuticulabildung beteiligt ist, hat innen  $18\ \mu$  hohe,  $2\ \mu$  breite Zellen, deren ovale Kerne basal gelegen sind. Auf der Außenfläche der Falte hat das Epithel dieselbe Beschaffenheit wie auf der Innenfläche der Innenfalte. Ebenso ist das Epithel der sekundären Außenfalte auf beiden Seiten beschaffen. Erst im gemeinsamen Stiele, auf dessen Außenfläche, nimmt es einen anderen Habitus an, indem es sehr viel höher und schmaler wird. Die Zellen messen hier und auf der Außenfläche abwärts zum Mantel  $28\ \mu$  in der Länge, während sie höchstens  $2\ \mu$  breit sind. Dieses letztere Maß entspricht dem Breitendurchmesser der Kerne, die von ovaler Gestalt sind,  $8\ \mu$  Längsdurchmesser besitzen und bald basal, bald central gelegen sind. In der Innenfalte sind einige spärliche Mucindrüsen, die man nicht auf allen Schnitten antrifft, dicht am Epithel gelegen, während im Epithel die von den Siphonen her bekannten homogenen Körper sich finden (Fig. 20 *hk*). Große Mucindrüsen, als solche kenntlich durch ihre große Verwandtschaft zu basischen Anilinfarben und zu Hämatoxylin, kommen in geringer Zahl abwärts des Stieles auf der Außenfläche des Mantels vor (Fig. 20 *md*). Sie münden in interepithelialen Lücken, sind einzellige Gebilde und lassen bei Anwendung starker Ver-

größerungen eine zierliche, netzförmige Zeichnung erkennen, welche nicht der Ausdruck einer Plasmastruktur ist, sondern darauf zurückzuführen ist, daß das Sekret durch die Einwirkung der fixierenden und konservierenden Reagentien zu zarten Strängen geronnen ist. Diese Drüsen hat DROST bereits gesehen; er hat deren Bau aber vollständig verkannt. Denn wenn er angibt, daß die Ausführungsgänge zarte Schläuche seien, die stets zu mehreren nebeneinander liegen und umeinander sich winden, um gemeinsam in einer interepithelialen Lücke zu münden, und wenn er ferner sagt, daß die Schläuche auf einem feinmaschigen Netze enden, „das ganz den Eindruck von einem durchschnittenen Knäuel dieser Schläuche macht“ (l. c. p. 25/26 d. S.-A.), so ist das eine ganz irrige Interpretation einer an und für sich richtigen Beobachtung. DROST besaß nicht genügende Erfahrungen über die Struktureigentümlichkeiten der Mucindrüsen der Mollusken; daher ist sein Irrtum erklärlich und entschuldbar.

Diejenige Stelle der Siphon-Innenwand, welche dem Faltenursprunge gegenüberliegt — man trifft auf diese Stelle, wenn man sich die Innenfläche des Faltenstieles proximalwärts durch die Siphosubstanz verlängert denkt — hat Wimperepithel, unter welchem zahlreiche Mucindrüsen anzutreffen sind. DROST hat diese Gegend sehr genau und gut beschrieben.

Der eigentliche Mantelrand besteht aus zwei Falten, von welchen die Innenfalte einfach ist, während die Außenfalte, im Gegensatze zu der eben beschriebenen, aus nur zwei sekundären Abteilungen zusammengesetzt ist. Von letzteren ist die innere sekundäre eine schmale, niedrige Falte, wogegen die äußere sekundäre eine breite, vielfach gelappte Falte darstellt, welche in die Außenfläche des Mantels übergeht. Zwischen der kleinen und gelappten Falte entsteht die Epicuticula. Der epitheliale Belag der Innenfalte, der sich in zahlreiche Zotten gelegt hat, enthält sehr viel Sinneszellen und gleicht im übrigen dem epithelialen Belage der sekundären inneren von der die Siphonen begleitenden Falte. Das Epithel der gelappten Falte gleicht dem der sekundären Außenfalte am Siphon. Beim Übergange in die Innenfläche des Mantels wird das Epithel bewimpert.

Im Rande kommen Mucindrüsen vor. In der Innenfalte sind sie nur spärlich vorhanden und münden hier auf der Innenfläche. In der Region, in welcher die Wimpern sich finden, die aber noch zum Rande zu rechnen ist, sind sie dagegen sehr zahlreich, um im Mantel selber, der auf dem Schnitte als eine ganz dünne Platte

erscheint, zu fehlen. In der Außenfalte sind Drüsen nicht vorhanden.

Der in der vorderen Partie des Mantels sich findende weißliche Fleck stellt sich bei mikroskopischer Untersuchung als eine große Mucindrüse dar. Das Epithel, welches bewimpert ist, enthält zahlreiche, Mucinreaktion darbietende Becherzellen (Fig. 21 *be*), während subepithelial das Gewebe zu großen ovalen Maschen ausgedehnt ist durch zahlreiche Mucindrüsenzellen (Fig. 21 *md*). In einer Bindegewebsmasche liegen stets mehrere Zellen. Man kann diese Drüsenzellen als ein einheitliches Gebilde auffassen, wenn ihnen auch ein differenzierter gemeinsamer Ausführungsgang fehlt, weil sie alle dasselbe an einer Gegend sich entleerende Sekret liefern. Die Bildung erinnert etwas an die von mir beschriebenen Fußdrüsen der Opisthobranchier (36).

Von einer Beschreibung der Muskulatur und der Binde substanz kann ich absehen, da dieselbe von Drost in ganz vorzüglicher Weise geliefert ist; ich verweise auf die Darstellung dieser Verhältnisse in der oft citierten Arbeit.

*Cardium tuberculatum*. Die Epithelien der Siphon-Innen- und Außenfläche, die einander vollkommen gleichen, sind  $12,6 \mu$  hohe,  $3,6 \mu$  breite Zellen mit einem  $2 \mu$  dicken cuticularen Saume, auf dem keine Wimpern stehen und Körnchenbrei als Andeutung zerstörter Sinnesborsten in nur ganz geringer Menge vorhanden ist. Die Kerne sind teils oval, teils kreisrund und liegen basal. Die Abgrenzung der Epithelzellen basalwärts ist keine scharfe Linie, vielmehr kann man die von Mazerationspräparaten her bekannte wurzelförmige Ausfaserung der Zellen ziemlich deutlich sehen. Zwischen diesen so gearteten indifferenten sind die Sinneszellen im Schnitte nicht zu erkennen.

Die Papillen, welche die Mündungen der Siphonen umkränzen, haben pigmentierte und pigmentfreie Epithelzellen. Es giebt Papillen, deren Epithelzellen sämtlich pigmentfrei sind, und es giebt Papillen — diese bilden die Mehrzahl —, deren epithelialer Belag zum Teil aus pigmentierten, zum Theil aus nicht-pigmentierten Zellen besteht. Die Verteilung der Pigmentzellen ist eine ganz unregelmäßige; sie finden sich sowohl in der Basis, in der Mitte, wie auch an der Spitze der Papillen. Nirgends aber hat eine besondere, stets wiederkehrende Gruppierung derselben Platz gegriffen. Nur das ist zu sagen, daß zwischen den Pigmentzellen andere Zellen nicht stehen. Im einzelnen ist Folgendes an-

zumerken. Die Pigmentzellen sind cylindrische wimperlose Gebilde mit basal gelegenen, kreisrunden Kernen. Das Pigment besteht aus kleinen Körnchen, welche bei durchfallendem Lichte grünlich-gelb aussehen und die Zellen so dicht erfüllen, daß deren Kerne zum Teil verdeckt sind. Die Maße der Zellen entsprechen im allgemeinen denen der Zellen der Siphowandung. In den pigmentfreien Stellen der pigmentierten Papillen, wie in den nicht pigmentierten Papillen allenthalben, sind zwischen den indifferenten Zellen, welche cylindrische Gebilde mit basal gelegenen kreisrunden Kernen sind, zahlreiche Sinneszellen zu erkennen. Diese haben dieselbe Höhe wie die indifferenten Zellen, sind sehr schmal — ihre Breite beträgt knapp  $1\ \mu$  —, ihre Kerne sind sehr lang, stäbchenförmig und sehr intensiv gefärbt. Diese Kerne reichen übrigens nirgends tiefer in das subepitheliale Gewebe hinein, ihre basale Grenze findet sich vielmehr in gleicher Höhe mit der basalen Grenze des Epithelbelages überhaupt.

Seitenorgane von dem Baue, wie sie bei *Cardium edule* zu finden waren, habe ich bei dieser Species niemals angetroffen.

Die von *Cardium edule* her bekannten acinösen Pigmentdrüsen fehlen bei *Cardium tuberculatum* vollkommen; dafür sind auf der Außenfläche der Siphonen spärliche Mucindrüsen vorhanden. Auf der Siphon-Innenfläche findet man in der Papillarregion amorphe Sekretmassen, in den mehr proximalen Abschnitten ovoide Zellen subepithelial gelegen, welche mit den gleichen Gebilden von *C. edule* vollkommen übereinstimmen, so daß das dort Gesagte hier buchstäbliche Anwendung findet. Die tiefsten Partien der Siphon-Innenfläche, welche schon in den Mantel hinabragen, haben Mucindrüsen.

Die Papillen sind ganz frei von sekretorischen Elementen, dagegen findet man hier zwischen den Epithelzellen in nicht unbedeutlicher Menge jene homogenen Körper liegen, die bei *Cardium edule* nur zwischen den Epithelzellen der Siphon-Innen- und -Außenfläche anzutreffen waren.

*Cardium oblongum*. Das Epithel der Siphonpapillen hat sich in zahlreiche Falten gelegt, die im Schnitte als schmale, gleich hohe Zotten erscheinen. Die Zellen sind wimperlose, ziemlich hohe, cylindrische Gebilde, welche kleine, kreisrunde Kerne enthalten, die basal gelegen sind. Die schöne Farbe, welche die Papillen *intra vitam* haben, verschwindet, wie bereits bemerkt, beim Konservieren vollständig. In den Papillen, in der Nähe der



freien Enden derselben, finden sich Drüsen, welche stets in deren Außenfläche münden (Fig. 22 *sd*). Dieselben sind sehr umfangreich und scheinen zu mehreren in einer Papille vorzukommen. Es sind Gebilde, welche an die verzweigt tubulösen Drüsen der Vertebraten erinnern (Fig. 23); sie messen von der Mündung bis zum Fundus etwa  $88\ \mu$  und besitzen eine größte Breite von ungefähr  $72\ \mu$ . Die Ausführungsgänge verlaufen zuweilen wellig gebogen in der Papillensubstanz, denn man sieht sie an einzelnen Stellen bis dicht an das Epithel herangehen (Fig. 23), ihre Mündung erfolgt aber erst an einem anderen Orte. Die einzelnen Drüsenschläuche werden von zahlreichen sehr zart granulierten Zellen gebildet, die in mehreren Reihen neben und übereinander liegen. Dieselben haben keulenförmige Gestalt; die schmalen Teile der Keule einer jeden Zelle legen sich eng aneinander und bilden den Abschnitt, den ich als Ausführungsgang bezeichnet habe. Es reicht also jede Drüsenzelle bis zur Mündungsstelle. Wenn dieser Ausführungsgang in die Nähe des Epithels gelangt, so senkt sich dasselbe oft tief ein (Fig. 22). Die Drüsen färben sich in Hämatoxylin hellblau, in Bismarckbraun gelbbraun, sind also keine Mucindrüsen, aber auch, wenn man die tinktoriale Differenz, die sie z. B. mit den Giftmassen der *Cardita* zeigen, erwägt, keine Giftdrüsen.

Auf der Siphon-Innenfläche, deren epithelialer Belag dem der Papillen gleicht, finden sich amorphe Massen in großer Mächtigkeit (Fig. 24). Die Anwesenheit derselben ist es, welche den schönen metallischen Glanz hervorruft, den man an dieser Region während des Lebens der Tiere wahrnehmen kann. Diese Massen, welche sich in Bismarckbraun rötlichbraun färben, liegen in den Maschen der Binde substanz und münden durch interepitheliale Lücken. Ihr Aussehen ist ein ganz eigentümliches (Fig. 24 *gd*). Sie erscheinen bei Anwendung stärkerer Systeme wie aus Fibrillen zusammengesetzt, was in der Figur 24 der zu geringen Vergrößerung wegen nicht wiedergegeben werden konnte. Sie erfüllen die kleinen, runden oder ovalen Maschen des Bindegewebes nicht vollständig und erhalten dadurch ein fast stäbchenförmiges Aussehen. Jedem in einer Masche gelegenen Gebilde gehört ein kleiner Kern an. Die Massen finden sich auch in den proximalsten Partien der Siphon-Innenfläche, die durch die Bewimperung des Epithels sich vor den mehr distalen auszeichnen.

Die Siphonen werden außen an ihrer Basis von einer Randfalte begleitet, welche sich im Schnitte aus zwei sekundären



Falten bestehend darstellt, zwischen welchen die Epicuticula gebildet wird. Die sekundäre Außenfalte hat ein gelapptes Aussehen und bietet insofern ein Interesse dar, als sich in ihren einzelnen, nach außen von der Epicuticula gelegenen Komponenten zahlreiche Mucindrüsen, als solche kenntlich durch ihre tinktorialen Reaktionen, vorfinden. Dieselben sind alle einzelliger Natur, flaschenförmige Gebilde und liegen bald dicht am Epithel, bald tief in die Substanz der Falte eingebettet.

*Cyprina islandica*. Das Epithel der Siphon-Innenfläche (Branchial- und Kloakensiphon verhalten sich vollkommen übereinstimmend) ist ein  $34\ \mu$  hohes,  $2\ \mu$  breites Cylinderepithel, auf dessen  $3,6\ \mu$  dickem cuticularem Saume keine Wimpern stehen. Die Kerne liegen im basalen Teile der Zellen und sind oval, von  $7,2\ \mu$  Längsdurchmesser; man erkennt in ihnen deutlich ein bis zwei Kernkörperchen. Sinneszellen sind nur spärlich zwischen den indifferenten vorhanden. Dicht an der Ursprungsstätte der Papillen der innersten Reihe sind die Epithelzellen völlig pigmentfrei; dann tritt Pigment auf, zunächst in Gestalt spärlicher gelbbrauner Körnchen, die aber bald so massenhaft werden, daß sie die Zellen dicht erfüllen und zum Teil auch die Kernpartie bedecken. Auf der Siphon-Innenfläche kommen drüsige Apparate nicht vor, erst in den basalsten Partien, die aber schon zum Branchialraum zu rechnen sind, finden sich mucinhaltige Becherzellen.

Die Epithelzellen der Papillen sind  $25\ \mu$  hohe,  $9\ \mu$  breite Cylinderzellen, deren cuticularer Saum  $2\ \mu$  dick ist. Auf demselben sind Wimpern nicht vorhanden, wohl aber liegt auf ihm ein reichlicher Körnchenbrei, der von den zerstörten Sinnesborsten herrührt. Die kreisrunden Kerne, deren Durchmesser der Breite der Zellen entspricht, finden sich in der basalen Hälfte der Zellen, berühren aber die Basis nicht; sie haben ein deutliches Kernkörperchen. Pigment kommt in den Zellen der innersten Papillenreihe nicht vor, wohl aber in den äußeren Papillen und gleicht hier dem vollkommenen, welches auf der Siphon-Innenfläche zu sehen ist. Zwischen diesen indifferenten erkennt man Zellen, die nur  $1,8\ \mu$  breit sind; dieselben haben einen schmalen, stäbchenförmigen Kern von  $10,8\ \mu$  Länge, welcher sich sehr intensiv färbt und tief in die Papillensubstanz hineinragt. Es sind dies die Sinneszellen, deren Aussehen im Schnitte vollkommen dem entspricht, was Mazerationspräparate lehren. Die Sinneszellen finden sich in sehr

großer Zahl. Sekretorische Apparate sind in den Papillen nicht vorhanden.

Die Außenwand der Siphonen, d. i. die die Papillen von der in der allgemeinen Beschreibung erwähnten Falte trennende Fläche, hat sich je nach der Einwirkung der konservierenden Reagentien in mehr oder minder zahlreiche Falten gelegt. Die Epithelzellen sind im allgemeinen  $32,4 \mu$  hoch,  $7,2 \mu$  breit und haben einen  $3,6 \mu$  dicken, wimperlosen Cuticularsaum. Die in der basalen Hälfte gelegenen Kerne sind kreisrund, besitzen einen Durchmesser von  $5,4 \mu$  und haben deutlich je einen Nucleolus. Das Pigment, das sich in nur geringer Menge in den Zellen vorfindet, besteht aus einzelnen braungelben Körnchen und ist distal vom Kern gelegen. Sekretorische Apparate fehlen vollkommen.

Die den Siphonen außen folgende Doppelfalte zeigt nachstehende Einzelheiten. Die innere von ihnen ist die höhere und schmalere, die äußere die niedrigere und breitere. Letztere geht kontinuierlich in die der Schaleninnenfläche anliegende Außenfläche des Mantels über und hat auf dem Durchschnitte pilzhutähnliche oder breit-gelappte Gestalt, während die erstere handschuhfingerförmig aussieht. Das Epithel der Innenfläche der Innenfalte gleicht dem der Siphonaußenfläche vollkommen, das Epithel der Außenfläche dieser und der Innenfläche der Außenfalte ist an der Bildung der Epicuticula beteiligt und soll daher erst später besprochen werden. Alle hier vorhandenen Epithelzellen sind stark pigmentiert. In dieser Region kommen weder Drüsen noch amorphe Sekretmassen vor. Abwärts der Außenfalte, auf der Außenfläche des Mantels ist das Epithel pigmentlos, sehr niedrig, und hier finden sich spärliche Mucindrüsen, welche in interepithelialen Lücken münden.

In mikroskopischen Schnitten durch den Rand erkennt man, daß die Innenfalte, welche schon makroskopisch sichtbar ist, sich in zwei sekundäre Falten aufspaltet. Zwischen der äußeren dieser beiden und der eigentlichen Außenfalte entsteht die Epicuticula. Die pigmenthaltigen Epithelzellen gleichen in jeder Hinsicht denen von der Doppelfalte, welche die Siphonen begleitet; das dort Gesagte findet daher hier vollständig Anwendung. Sinneszellen sind nach außen von der Epicuticula gar nicht, nach innen nur spärlich zu erkennen. Auf dem Randwulste ist distal der in der allgemeinen Beschreibung erwähnten Längsfurche das Epithel mit sehr langen, proximal derselben mit kurzen Wimpern besetzt (Fig. 25), in den Falten ist es wimperfrei. Das Wimperepithel hat eine Höhe

von  $14,4\ \mu$  und eine Breite von  $3,6\ \mu$ ; die Länge der Wimpern, die auf sehr schmalen cuticularen Saumen stehen, beträgt im distalen Abschnitte des Wulstes ungefähr  $12,6\ \mu$ , im proximalen  $4\ \mu$ . Die basal gelegenen Kerne haben ovale Gestalt und messen  $5,4\ \mu$  in der Länge,  $3,6\ \mu$  in der Breite. Die wimperlosen Epithelzellen haben  $18\ \mu$  Höhe und  $3,6\ \mu$  Breite; ihre Kerne sind oval und zeigen dieselben Maße wie die der wimpernden.

Wie an der Doppelfalte der Siphonen, so fehlen auch hier in den Falten des Randes drüsige Elemente vollständig; nur auf der schon zum Mantel zu rechnenden Partie der Außenfläche kommen in nicht unbeträchtlicher Menge Mucindrüsen vor. Auf der Innenfläche sind sekretorische Apparate erst im Wulste vorhanden, und zwar im marginalen Teile desselben, also dem distal von der Längsfurche gelegenen, wie auch im branchialen Teile, proximal der Furche, amorphe Massen und Mucindrüsen (Fig. 25 *gd*, *md*). Die amorphen Sekretmassen sind Giftmassen, wie aus ihrem tinktorialen Verhalten hervorgeht (cfr. die Begründung im II. Teile); sie färben sich nämlich in Eosin-Hämatoxylin leuchtend rot, in Orange-Hämatoxylin leuchtend orange, hellgelbbraun in Bismarckbraun und rubinrot im EHRlich-Biondi'schen Farbungemisch (Fig. 25 *gd*)<sup>1</sup>). Sie verhalten sich hinsichtlich ihrer tinktorialen Eigenschaften in der ganzen Ausdehnung des Wulstes gleichmäßig, ihre äußere Erscheinung zeigt sich in einem zwiefachen Bilde. In einer kleinen an die Furche angrenzenden Partie sind sie durch die erhärtenden Reagentien zu mittelgroßen Tropfen, in den übrigen Abschnitten zu großen Schollen geronnen. Diese Schollen wiederum sind entweder homogener Natur oder aber sie sind, ob durch die zum Schneiden nötigen Manipulationen verwandelt oder nicht, dahingestellt, in kleine Krümel oder dicht stehende Tropfen zerfallen (Fig. 25 *gd*). Die Massen liegen in ovalen Maschen des

---

1) Die Differenz, welche sich in der Färbung der amorphen Giftmassen in dem EHRlich-Biondi'schen Farbungemisch hier im Wulste von *Cyprina islandica* von der der gleichen Gebilde bei *Cardita* und *Cytherea* (Fig. 2, 25, 27) zeigt, ist darauf zurückzuführen, daß das Gemisch, wenn es auch noch so genau hergestellt wurde, bei längerem Stehen seine Färbekraft in unberechenbarer Weise ändert. Namentlich ist das in dem Gemisch enthaltene Säurefuchsin ein Stoff, welcher ganz differente Nuancen liefert. Dadurch geschieht es, daß man solche Variationen des Farbtones antrifft, wie in den angegebenen drei Figuren. Die Veränderung betrifft aber nie die elektiven Eigenschaften der Komponenten des Gemisches.

Bindegewebes, welche quer zur Längsachse des Randes, also in der Richtung von innen nach außen orientiert sind und untereinander in ausgiebiger Kommunikation stehen (Fig. 25). In der Nähe des Epithels zerfallen die Massen häufig in kleine Fragmente, und diese sowohl wie auch große zusammenhängende Schollen (Fig. 25 *ga*) findet man zwischen den Epithelzellen in interepithelialen Lücken, durch welche hindurch das Sekret in den Branchialraum tritt. Das im ersten Augenblicke Befremdende, welches die Anwesenheit großer Sekretschollen zwischen den Epithelzellen im Schnitte darbietet, verschwindet, wenn man berücksichtigt, daß die Erscheinung der Massen unter dem Bilde von Schollen artefizieller Natur ist, hervorgebracht durch die koagulierende Wirkung der fixierenden und erhärtenden Reagentien, daß sie selbstverständlich in vivo flüssig sind und infolge ihres Aggregatzustandes sich relativ leicht durch die Epithellücken hindurchpressen können. Man sieht ferner in den die Tropfenmassen enthaltenden Bindegewebsmaschen, wenn auch in sehr geringer Menge, FLEMMING'sche Binde-substanzzellen, welche in der gleichen Weise wie die Massen sich gefärbt haben. Durch die Thätigkeit dieser Zellen werden die Massen produziert.

Man findet, wie schon bemerkt, ferner im Wulste Mucin-drüsen. Dieselben sind einzellige ziemlich kleine Gebilde, welche dicht am Epithel liegen und wie die amorphen Massen in interepithelialen Lücken münden. Beide Arten der sekretorischen Bildungen haben nichts mit einander gemein, wie man sehr deutlich an geeignet tingierten Schnitten sieht (Fig. 25 *md*). Hier erkennt man zwar dicht bei einander, doch ohne irgend welchen Zusammenhang untereinander, Mucindrüsen und amorphe Sekretmassen im Epithel (Fig. 25) und kann gleichzeitig auf das schönste ihre Mündungsweise an den oft weit über die freie Epithelfläche sich hinausschiebenden Tropfen beobachten, die sich bisweilen vom Epithel getrennt haben (Fig. 25).

## VII b. Veneridae und Petricolidae.

(Fig. 26—33.)

### A. Allgemeines.

Bei der allgemeinen Beschreibung der Mantelrandverhältnisse der aus diesen Familien untersuchten Species will ich von *Venus gallina* ausgehen. Der Mantelrand dieser Art ist von vorn nach

hinten bis zu derjenigen Stelle, welche dem hinteren Ende der Kiemen entspricht, offen. Während dieses Verlaufes zeigt er eine schon mit bloßem Auge wahrnehmbare Aufspaltung in zwei Falten, eine innere und eine äußere. Die letztere, welche der Schaleninnenfläche dicht anliegt, ist sehr niedrig und von gleichmäßiger Beschaffenheit in ihrer ganzen Längenausdehnung. Die Innenfalte überragt die äußere um ein bedeutendes und besitzt ein zierliches halskrausenförmiges Aussehen. Von vorn nach hinten zieht unten und innen von der Innenfalte ein im frischen Objekte weißlicher, im konservierten opak aussehender, anfänglich schmaler Wulst dahin, der sich in derselben Richtung allmählich verbreitert und eine leichte Längsrünzelung erkennen läßt. In der hintersten Partie, entsprechend dem Kiemenende, sind die Ränder beider Seiten miteinander verwachsen und hier finden sich die beiden Siphonen. Die Innenfalte hört am ventralen Siphon auf, die Außenfalte begleitet auch die Außenseite der Siphonen, tiefer stehend als diese und von ihnen durch ein ziemlich breites Thal getrennt. Sie verschwindet erst auf dem Rücken des Tieres. Von den Siphonen ist der ventrale oder Atemsiphon der längere und umfänglichere. Sie sind mit den Basen miteinander verwachsen, sonst aber in ihrer übrigen Längenausdehnung voneinander getrennt. Ihre distalen Mündungen sind von kegelförmigen Papillen umkränzt, welche um den Atemsiphon herum zahlreicher sind, als um den Kloakensiphon. Die Papillen sind stellenweise schwärzlich pigmentiert, die Außenfläche der Siphonen ist rötlichbraun mit schwarzen Punkten; in den Randfalten habe ich Pigment nicht wahrgenommen.

In Übereinstimmung mit dieser Species ist *Venus verrucosa*.

Bei *Cytherea chione* sind die Siphonenverhältnisse im wesentlichen dieselben, nur die Pigmentierung ist ein wenig modifiziert. Die Papillen nämlich sind ziemlich dunkel, und diese Pigmentierung erstreckt sich außen wie innen auf die Siphonen selber. Anfänglich sehr intensiv, namentlich innen, wird sie allmählich schwächer; proximalwärts des letzten Viertels bis zur Wurzel sind die Siphonen farblos. Der Mantelrand, der am lebenden Tiere eine lebhafte Rotfärbung zeigt, welche bei der Konservierung schwindet, hat ein halskrausenförmiges Aussehen; makroskopisch ist die Zahl der Falten, in die er ausgeht, nicht zu erkennen. Der Randwulst zeigt hier eine mächtige Entwicklung. Auf der Außenseite der Siphonen, dem Rücken des Tieres zustrebend, findet

sich eine Falte, welche mit zahlreichen kurzen, kegelförmigen und pigmentfreien Papillen besetzt ist. Erst unter der Schale, wo beide Randfalten miteinander verwachsen sind, fehlen diese Papillen. Ebenso findet man den Rand in den vordersten, der Mundregion nahe liegenden Partien mit kurzen Papillen besetzt, die bald schwinden und dem erwähnten halskrausenartigen Aussehen Platz machen.

*Tapes decussata* hat zwei in halber Länge verwachsene Siphonen. Ihre Öffnungen sind getrennt und sind umgeben von zahlreichen Papillen, die auf dem längeren und stärkeren Atemsiphon zahlreicher sind, als auf dem kürzeren und dünneren Analsiphon. Die äußerste Spitze der Siphonen zeigt eine dunkle, fast schwarze Pigmentierung, während die Papillen sehr viel heller sind. Die Färbung der Außenfläche der Siphonen, die am Branchialsiphon sehr viel intensiver ausgeprägt ist, als am Analsiphon, wo sie auch nicht so tief herabreicht wie an jenem, nimmt proximalwärts an Intensität allmählich ab. Drei Viertel der Siphonaußenfläche ist pigmentfrei. Die Innenfläche der Siphonen zeigt an der Papillarregion ebenfalls eine sehr tiefe dunkle Färbung, die allmählich an Stärke abnimmt, aber sehr viel weiter nach abwärts reicht als außen, etwa bis zur Hälfte der Längenausdehnung. Hat man das Tier auf die ventrale Seite gestellt, so liegen die ausgestreckten Siphonen in einer Ebene. Denkt man sie sich nun in derselben halbiert, so trifft man in den Halbierungslinien sowohl dorsal wie ventral je einen Pigmentstreifen, der im dorsalen Siphon bis zur Wurzel, im ventralen nur bis zur halben Länge reicht. Die Streifen sind in letzterem auf der dorsalen, in ersterem auf der ventralen Seite am stärksten ausgeprägt. In der Nähe der Siphonen ist der Rand halskrausenförmig gestaltet, wird dann aber glatt und entbehrt des Randwulstes. Seine äußere Fläche zeigt eine schmale, ockerfarbene Pigmentlinie.

Die Siphonen von *Artemis exoleta* sind klein und mit den einander zugekehrten Rändern verwachsen, so daß also die dorsale Wand des ventralen und die ventrale Wand des dorsalen Siphon das Septum bilden. Der Randwulst ist sehr stark entwickelt.

Bei *Petricola lithophaga* endlich sind die Verhältnisse die gleichen, wie bei *Cytherea chione*, nur daß die Mantelränder ventral mit einander verwachsen sind.

L. ROULE (37) giebt an, daß die Außenfläche der Siphonen von *Tapes decussata* mit ringförmigen Wülsten umhüllt sei (l. c.



pg. 37), welche sich im mikroskopischen Schnittbilde als eine Art Lappenbildung des Epithels präsentieren sollen (l. c. pg. 41). Und zwar hat er diese Wulstbildung am konservierten Objekte selbst bei möglichst geringer Kontraktion desselben wahrgenommen. Wie ich mich auf das bestimmteste am lebenden Tiere zu überzeugen vermochte, sind die Wülste rein artefizieller Natur. Sie erscheinen intra vitam, wenn die Siphonen zusammengezogen werden, verschwinden aber bei völliger Ausdehnung derselben und werden im konservierten Objekte durch die infolge der verwendeten Reagentien unausbleiblich sich einstellende Schrumpfung hervorgebracht. Das ist der Fall bei allen von mir untersuchten Arten.

Wie ich bezüglich der Nervenverteilung im Mantel der Cardiidae und Glossidae auf die vortreffliche Analyse dieser Verhältnisse von DROST (9) hinweisen konnte, so kann ich hier, bei den Veneridae und Petricolidae, auf die Beschreibung von DUVERNOY (10) mich beziehen. Seine Schilderung des Nervensystems von *Cytherea chione* (l. c. XVIII Monographie) habe ich lediglich zu bestätigen, sowohl für die genannte, wie auch für die übrigen von mir untersuchten Arten, von denen DUVERNOY nur *Tapes (Venus) decussata* in den Kreis seiner Bearbeitung gezogen hatte.

## B. Spezielle Beschreibung.

Vom lebenden Tiere abgeschnittene Papillen der Siphonenöffnungen zeigen, frisch in Seewasser betrachtet, bei allen Arten so ziemlich die gleichen Verhältnisse. Man erkennt einen mit cuticularem Saume, der bei den verschiedenen Species verschieden breit ist, versehenen epithelialen Belag, der absolut frei von Wimpern ist. Auch auf der Außen- und Innenfläche der Siphonen und auf den Falten des Mantelrandes findet sich wimperloses Epithel. Der cuticulare Saum des Epithels der Siphonpapillen wird überragt von dornenartigen Gebilden, die kurz sind, mit breiter Basis aufsitzen, spitz enden, eine Höhe von etwa  $4,5\ \mu$  haben und frisch ganz homogen erscheinen (Fig. 26 d). An den freien Enden der Papillen sind diese Dornen sehr zahlreich, werden nach den Seiten zu seltener (Fig. 26 d) und sind in den Thälern zwischen den Papillen so spärlich, daß sie für die oberflächliche Betrachtung ganz zu fehlen scheinen. Diese Dornenbesätze finden sich auch auf den kleinen Mantelrandpapillen von *Cytherea*, im Mantelrande aller Species, stehen aber an beiden letzteren Orten sehr zer-



streut. Bei *Venus verrucosa*, *gallina* und *Tapes decussata*, nicht aber bei den übrigen Arten, sieht man schon bei Anwendung mittelstarker Systeme noch eine zweite Art von Haargebilden, welche sich ganz wesentlich von den Dornen unterscheidet (Fig. 26 so), den cuticularen Saum des Epithels überragen. Die Haare finden sich nur auf der Spitze einiger weniger, nicht aller Siphopapillen und fehlen im Mantelrande vollständig. Man erkennt sie leicht, weil die Papillenspitzen hier ein wenig napfförmig eingezogen sind; sie stellen sich dar als ein Büschel sehr langer, circa  $24-28\ \mu$  messender feiner Haare (Fig. 26 so), die einen mäßigen Glanz besitzen, sehr dicht stehen und in ihren freien Enden divergieren. Haare wie Dornen gehören zu Zellen, welche sonst völlig dem Typus der FLEMMING'schen Pinselzelle entsprechen. Die Dornen lösen sich in den zur Mazeration verwendeten Reagentien in kurze Haare auf, die etwa zu vier bis sechs auf einer Zelle stehen. Im konservierten Präparate sind die Dornen nicht mehr vorhanden, wohl aber die langen Haare; letztere, welche wie die kurzen als Sinneshaare zu betrachten sind, fehlen dagegen in Isolationspräparaten, die Zellen, zu denen sie gehören, sind daher nicht genauer zu studieren.

Es finden sich also bei *Tapes decussata*, *Venus verrucosa* und *gallina* zwei Arten von Sinneszellen, welche sich durch ihren besonderen Haarbesatz unterscheiden. Die langen Sinneshaare gleichen den ähnlichen Gebilden, wie sie von DROST und mir für die grubchenartig eingezogenen Spitzen einiger tieferstehenden Siphopapillen von *Cardium edule* beschrieben wurden.

Bei Schilderung der an Schnittpräparaten zu erkennenden Einzelheiten will ich von *Cytherea chione* ausgehen.

Die Epithelzellen der Papillen der Siphonen — Atem- wie Analsipho gleichen einander in ihrem histiologischen Verhalten vollkommen — sind von cylindrischer Gestalt und haben  $12,6\ \mu$  Länge und  $3,6-7,2\ \mu$  Breite. Ihr cuticularer Saum ist sehr schmal. Sie sind entweder pigmentfrei oder pigmentiert; in letzterem Falle erfüllt das aus dunkelbraunen, fast schwarzen Körnern bestehende Pigment die Zellen so dicht, daß der Kern völlig unsichtbar ist (Fig. 27 pi). In den pigmentfreien Zellen sieht man daß die Kerne kreisrund und basal gelegen sind. Zwischen den indifferenten sind die Sinneszellen als ganz schmale, etwa  $1,8\ \mu$  in der Breite messende Gebilde zu erkennen, deren Kerne stäbchenförmig sind und die Farbstoffe intensiv aufgenommen haben.

An der Siphon-Innenfläche hat das Epithel dieselbe Höhe und Breite, wie in den Papillen, und zeigt auch die gleichen Verhältnisse hinsichtlich seines Pigmentgehaltes (Fig. 27 *pi*). Die Verteilung des Pigmentepithels ist eine ganz unregelmäßige; pigmentierte und nicht pigmentierte Stellen wechseln regellos mit einander ab, doch so, daß man, entsprechend der makroskopisch wahrnehmbaren Färbung, je mehr man basalwärts zum Ursprung des Siphon fortschreitet, um so ausgedehntere pigmentfreie Stellen trifft, bis schließlich die Pigmentzellen ganz fehlen. Die Sinneszellen sind gut zwischen den indifferenten wahrnehmbar, doch kommen sie nicht allzu reichlich vor. Infolge der bei der Konservierung eintretenden Kontraktion der Siphonen hat sich die innere Oberfläche derselben in Falten gelegt, die auf dem Längsschnitte als verschieden breite aber gleich hohe Epithelzotten sich darstellen (Fig. 27).

An der Außenfläche der Siphonen hat sich das Epithel ebenfalls gefaltet, erscheint also im Schnitte zu Zotten gruppiert, welche aber breiter und höher sind, als auf der Innenfläche (Fig. 28). Die Zellen des Epithels, pigmentfreie wie pigmenthaltige, sind höher als die der Innenfläche und der Siphonen — sie messen etwa  $23\ \mu$  — und haben einen  $2,7\ \mu$  dicken cuticularen Saum; ihre Breite beträgt  $3,6\ \mu$ . Die ovalen Kerne, deren Breite der der Zellen entspricht, sind basal gelegen und besitzen einen Längsdurchmesser von  $9\ \mu$ .

Die histiologisch und physiologisch interessantesten Gebilde in den Siphonen sind die sekretorischen Apparate. Auf der Innenfläche finden sich dieselben in zweierlei Formen: als amorphe Massen und als einzellige Drüsen, von welchen nur die ersteren in nicht zu beträchtlicher Menge und unter denselben histiologischen Erscheinungen in den Papillen anzutreffen sind. Die amorphen Sekretmassen, welche sich hellgelbbraun in Bismarckbraun, hellorange in Orange-Hämatoxylin, leuchtend rot oder auch schmutzig purpurn in dem EHRlich-BIONDI'schen Farben-gemisch (Fig. 27 *ga*) und blaugrün in Indigkarmin-Boraxkarmin gefärbt haben <sup>1)</sup>, sind Giftmassen; in der Nähe der Papillarregion

---

1) Ich möchte hier bemerken, daß die zuletzt erwähnte Doppel-färbung, die für die Erkennung der Muskeln ganz ausgezeichnete Dienste leistet (cfr. meinen „Leitfaden“) auch diagnostischen Wert für drüsige Elemente besitzt. Zellen der Eiweißdrüsen und der histiologisch verwandten Giftdrüsen werden leuchtend blaugrün, Mucin-

sind sie nur spärlich vorhanden. Je mehr man aber im Siphon abwärts steigt, um so stärker sind sie entwickelt. Wie weit sie überhaupt basalwärts reichen, habe ich nicht festgestellt, da ich über die distale Hälfte hinaus nach der Siphonwurzel hin Schnittpräparate nicht angefertigt habe. Sie stellen kein zusammenhängendes, unter dem Epithel gelegenes einheitliches Ganzes dar, sondern erscheinen als Stränge, die vom Epithel der Innenfläche, quer auf die Längsachse des Siphons orientiert, nach der Richtung des Epithels der Außenfläche hinziehen (Fig. 27 *gd*). Fast zu jeder Epithelzotte gehört ein solcher Strang der amorphen Sekretmassen. Die Stränge zeigen eine ganz außerordentliche Ausdehnung nach der Außenfläche hin, reichen beinahe dicht bis an die dort gelegenen sekretorischen Gebilde und haben eine Länge von ungefähr 0,87 mm, während ihr Breitendurchmesser, der also in der Längsachse des Siphons gelegen ist, nur 40  $\mu$  beträgt. Bei Anwendung stärkster Linsensysteme zeigen sich diese Sekretstränge zusammengesetzt aus einer Unzahl dicht aneinander stehender kleinster Tröpfchen (Fig. 30 *gd*). Sie münden in das Lumen des Siphons durch interepitheliale Lücken, wie man daran erkennt, das gleich gefärbte Tropfen zwischen den Epithelzellen zu treffen sind, und sind auf ihrem Zuge durch das Bindegewebe zum Epithel von zahlreichen Bindegewebsfibrillen, von Nerven und von Längsmuskeln durchsetzt, welche letztere bald als stärkere Bündel bald als isolierte Fasern zwischen den Massen liegen. Oder vielmehr, man muß sagen, es winden sich die Giftmassen zwischen den genannten Gebilden hindurch um zur Mündung zu gelangen (Fig. 27 und 30 *gd*). Nur in denjenigen Partien, welche den Zotten angehören, also dicht am Epithel, sind die Massen relativ frei, weil hier größere Bündel von Muskelfasern fehlen. Die Färbung der die Tropfenmasse durchsetzenden Bestandteile des Siphons ist stets eine andere, wie die der Massen selber (Fig. 27 und 30), beide sind daher leicht voneinander zu unterscheiden. Man könnte mir hier einwenden, daß das Aussehen dieser Massen, die in ihrer äußeren Erscheinung so wesentlich von den amorphen Massen im Randwulste z. B. von *Cardita* (Fig. 2), *Cyprina islandica* (Fig. 25) und von *Cytherea* selber (Fig. 29) differieren, nicht berechtigt, dieselben als ein Sekretionsprodukt zu betrachten,

---

drüsenzellen werden entweder gar nicht gefärbt oder nur leicht rosa angehaucht. Die Differenz dieser Färbungen an geeigneten Objekten (z. B. Amphibienhaut) ist ganz evident.

da die erwähnten Affinitäten zu den verschiedenen Farbstoffen allein nicht so ohne weiteres zu dieser Deutung nötigten. Man könnte mir vorhalten, daß es sich vielleicht um Pigmentmassen oder etwa um Kalkablagerungen handelte; auch der Umstand, daß man die Tropfenmassen in beiden Siphonen in ganz gleicher Ausbildung findet, könnte gegen meine Deutung verwertet werden. Dieser letzte Einwand soll später erörtert werden; die anderen beiden aber glaube ich beseitigen zu müssen, bevor ich weitergehe. Schneidet man von der Innenfläche des Siphos am lebenden Tiere mit gebogener Scheere eine Falte ab und untersucht dieselbe in Seewasser, so bieten diese Tropfenmassen in ihrem äußeren Habitus dasselbe Aussehen dar, wie im Schnitte; ihre natürliche Färbung ist dabei eine schmutzig gelbe. Zusatz von Salzsäure macht die Massen weder aufbrausen noch verschwinden, was unbedingt eintreten müßte, handelte es sich hier um Kalkablagerungen. Dagegen konnte ich deutlich in solchen Präparaten erkennen, daß diese Massen zähflüssiger Natur sind. Nach kurzem Verweilen des abgeschnittenen Stückes in dem Seewasser beobachtete ich, daß reichlich an der Schnittstelle, spärlich durch das Epithel hindurch kleine, allmählich konfluierende Tropfen austraten, die, wie ich verfolgen konnte, sich von den Massen langsam losgelöst und durch das Epithel bez. die angeschnittene Bindesubstanz bewegt hatten. Diese Thatsache widerlegt aber auch den etwaigen Einwand, daß hier Pigmentanhäufungen lägen.

Ich wende mich zu der Beschreibung der Schnittbilder zurück.

Innerhalb dieser so gearteten Tropfenmassen finden sich zahlreiche teils wohlkonturierte, teils geschrumpfte Kerne (Fig. 30 *f* und *k*) (in Fig. 27 von Cytherea sind diese Einzelheiten wegen der geringen Vergrößerung nicht zu sehen), die manchmal, namentlich im EHRLICH-BIONDI'schen Farbgemisch, nur sehr schwer erkennbar sind. Meistens sind dieselben von einem hellen, fast farblosen Hofe umgeben (Fig. 30 *f*), welcher sehr verschiedenen Umfang hat. Bald ist der Hof sehr klein, so daß er nur wie ein schmaler, heller Saum um den Kern herum erscheint, oder aber er ist sehr groß, so daß er wie eine große Blase in den Massen aussieht, in der der Kern gelegen ist. Zwischen diesen beiden Stadien kommen alle möglichen Übergangsstufen vor, welche die allmähliche Abnahme des hellen Kernhofes bis zum ganz schmalen Saume zeigen. Offenbar handelt es sich hier um diejenigen zelligen Gebilde der Bindesubstanz, deren Plasma durch seine Umwandlung die Sekretmassen erzeugt; denn der helle Hof

um den Kern ist nichts anderes, als das Plasma einer Zelle oder dessen Rest, und die Zellen sind die FLEMMING'schen Zellen der Bindesubstanz.

Die einzelligen Drüsen, die, wie bereits erwähnt, noch neben den amorphen Massen auf der Innenfläche der Siphonen sich finden, fallen zunächst durch ihre lebhafte Färbung auf, die in scharfem Kontraste zu der der amorphen Massen steht (Fig. 27 *md*). Sie färben sich im EHRLICH-BIONDI'schen Farbungemische leuchtend pfaublau, veilchenblau in Orange-Hämatoxylin, tief dunkelbraun in Bismarckbraun, zeigen also entschiedene Mucinreaktion, während die Tropfenmassen die Reaktion von giftigen Sekreten haben. Diese Mucindrüsen liegen niemals in den Tropfenmassen, sondern sind stets von ihnen getrennt (Fig. 27), d. h. beiderlei Gebilde münden stets für sich allein, nie werden die Mucindrüsen von den Tropfenmassen umschlossen. Meistens auch liegen beide nicht zusammen; Stellen, wo die Mucindrüsen neben den Giftmassen sich finden, wie dies Fig. 27 zeigt, sind sehr selten. Ein anderer nicht minder beachtenswerter Unterschied ist noch ferner zu konstatieren. Während die Giftmassen stets auf der Höhe der Epithelzotten münden, niemals aber in einer Bucht zwischen zwei Zotten, ist die Mündung der Mucindrüsen keineswegs so streng lokalisiert, denn man sieht ihr Sekret sowohl auf der Zottenhöhe, wie auf deren Seite und auch in der Bucht durch das Epithel hindurchtreten (Fig. 27). Die Mucindrüsen reichen selten tief in die Substanz auf der Siphon-Innenfläche hinein, in den Buchten zwischen den Zotten liegen sie meist dicht unter dem Epithel. Sie sind einzellige Gebilde, welche stets isoliert, nie zu größeren Haufen gruppiert vorkommen; ihre Gestalt ist flaschenähnlich, wenn ihr schmaler dem Epithel zustrebender und als Ausführungsgang funktionierender Fortsatz im Schnitte mitzusehen ist. Sie münden in interepithelialen Lücken — Becherzellen fehlen im Siphon vollständig — und man kann vielfach ihr Sekret das Epithel knopfförmig überragen sehen. Bezüglich ihrer feineren, nur bei Anwendung stärkster Linsensysteme erkennbaren Struktur ist zu sagen, daß sich in einer homogen erscheinenden, blaß gefärbten Grundsubstanz ein dichtes intensiv gefärbtes Netz vorfindet, das undeutlich auch in dem Ausführungsgange erkannt werden kann.

Auch auf der Außenfläche der Siphonen kommen sekretorische Apparate vor und zwar Mucindrüsen, deren Charakter aus den so häufig angegebenen tinktorialen Reaktionen zu diagnostizieren ist (Fig. 28 *md*). Sie finden sich nicht in den Falten des Epithels,

i. e. den Zotten, sondern medialwärts von diesen; von der Basis der Zottenbucht sind sie  $30\ \mu$ , von der Kuppe der Zotten  $0,2\ \text{mm}$  entfernt. Sie bilden eine durch ihre charakteristische Färbung deutlich abgesetzte kontinuierliche Schicht von  $80\ \mu$  Tiefe, in welcher Drüse neben Drüse liegt, aber keine besonderen Gruppen oder Haufen sich gebildet haben (Fig. 28 *md*). In dieser Schicht liegen nur die Drüsenkörper, während die Ausführungsgänge epithelwärts von derselben zu treffen sind (Fig. 28). Die sehr zahlreichen Drüsen sind alle einzellig; sie münden jede für sich, isoliert von den Nachbarn in interepithelialen Lücken (Fig. 28 *a*); niemals habe ich beobachtet, daß einander benachbarte Ausführungsgänge konfluieren oder daß die Drüsenkörper durch Fortsätze in Verbindung mit einander standen. Während die Tropfenmassen auf der Innenfläche von Längsmuskeln durchsetzt werden, findet man hier in der Mucindrüsenschicht der Außenfläche sehr zahlreiche Quermuskeln, d. h. Muskeln, welche auf einem Längsschnitte durch den Siphon quergetroffen sind (Fig. 28). Um dieselben müssen sich die Ausführungsgänge herum winden, um zum Epithel zu gelangen. Dadurch daß die Tropfenmassen sehr tief in die Siphonsubstanz hineinreichen, grenzen beide Regionen, die ein giftiges und die ein schleimiges Sekret liefernde, eng aneinander, ja berühren sich sogar stellenweise.

Im mikroskopischen Bilde zeigt der eigentliche Mantelrand drei Falten. Die innerste, welche die kleinste ist, steht ziemlich senkrecht zur Längsachse des Randes, so daß ihre Innenfläche abwärts zum Branchialraum sieht, während die Außenfläche aufwärts gekehrt ist. Die Mittelfalte bedingt das bei der allgemeinen Beschreibung erwähnte halskrausenförmige Aussehen des Randes. Infolge ihrer Gestalt bekommt man sie im Schnitte nie in ihrer vollen Ausdehnung zu sehen, sondern erhält vielmehr vier bis fünf verschieden hohe und verschieden ausgedehnte sekundäre Falten. Von der Mittelfalte durch die Epicuticula getrennt findet sich die Außenfalte, welche abwärts kontinuierlich in die Außenfläche des Mantels übergeht.

Das Epithel der Innenfalte besteht aus  $10\ \mu$  hohen, mit einem  $1,8\ \mu$  messenden cuticularen Saume versehenen wimperlosen Zellen, deren basal gelegene Kerne queroval sind, indem ihr größter Durchmesser, welcher  $7,2\ \mu$  beträgt, im Breitendurchmesser der Zellen liegt. Die Epithelzellen der Mantelkrause sind  $9\text{--}12,6\ \mu$  hohe mit  $3,6\text{--}5,4\ \mu$  dickem cuticularem Saume bedeckte wimperlose Zellen, deren basal gelegene kreisrunde Kerne  $3,6\text{--}7,2\ \mu$  Durchmesser haben,



welches Maß der Breite der Zellen entspricht. Das Epithel der Außenfalte wird von 21—26  $\mu$  hohen, sehr schmalen Zellen gebildet, welche keinen cuticularen Saum haben und längsovale, im basalen Abschnitte gelegene Kerne besitzen. Gegen die Außenfläche des Randes zu wird das Epithel allmählich platt. Pigment kommt in den Epithelzellen des Randes nicht vor; die Sinneszellen sind außerordentlich spärlich vorhanden. Das Epithel des Randwulstes endlich ist ein niedriges Cylinderepithel mit schmalen cuticularem Saume und großen basal gelegenen Kernen. Hier sind im Gegensatze zu den Randfalten die Epithelzellen bewimpert (Fig. 29).

In den Falten des Randes kommen Drüsen vor, deren tinktoriales Verhalten sie als Mucindrüsen charakterisiert. In der Innenfalte finden sie sich nur spärlich und münden hier auf der Innenfläche, in der krausenartigen Mittelfalte dagegen sind sie in sehr großer Zahl vorhanden. An der Innenfläche der Außenfalte trifft man ganz zerstreut einige Drüsen. Dieselben sind einzellige Gebilde, die, wenn ihr Ausführungsgang im Schnitte in Verbindung mit dem Drüsenkörper zu sehen ist, flaschenähnliche Gestalt haben. Sie liegen in der Mittelfalte in Gruppen, häufig so dicht bei einander, daß der Anschein erweckt wird, als handle es sich um vielzellige Drüsenkomplexe. Man kann aber die Selbständigkeit jeder einzelnen Zelle in solchen Gruppen bei Anwendung starker Linsensysteme daran erkennen, daß stets etwas Bindesubstanz um die Drüsen herum liegt und sie so von einander isoliert. Das Plasma dieser Mucindrüsen erscheint ganz homogen, ohne die geringste Andeutung einer Netzzeichnung, wie sie in den gleichen Gebilden der Siphon-Innenfläche zu beobachten war. Die Entleerung des Sekretes findet stets durch interepitheliale Lücken statt; Becherzellen, die vermittelnd eintreten können, kommen im ganzen Rande ebensowenig wie in den Siphonen vor.

Im Randwulste finden sich amorphe Massen und Mucindrüsen. Die letzteren, stets dicht am Epithel gelegen, erscheinen wie schmale Stränge, die mit einem dünnen Fortsatze ins Epithel reichen und hier in interepithelialen Lücken münden (Fig. 29 *md*). Sie stehen weder mit einander noch mit den amorphen Massen in irgendwelcher Verbindung. Diese, durch ihre stets sehr intensive Färbung in den sauren Anilinfarben ausgezeichnet und dadurch in scharfem Gegensatze zu den Mucindrüsen, gleichen hierin und auch in ihrem sonstigen Verhalten den gleichen Massen im Randwulste von *Cardita*, sind also ein giftiges Sekret (Fig. 29 *gd*). Sie erscheinen infolge der coagulierenden Wirkung der fixierenden und



erhärtenden Reagentien als Schollen verschiedenster Größe, die von meist homogener, selten körniger Beschaffenheit und eigentümlichem Glanze sind. Sie liegen in ziemlich großen ovalen Maschen der Binde substanz, welche in der Richtung vom Epithel des Wulstes zur Außenfläche ziehen, also quer zur Längsachse des Randes orientiert sind (Fig. 29). Die Lamellen des Bindegewebes, welche diese Maschen bilden, sind sehr schmal und haben ovale Kerne. Die Ausstoßung der amorphen Massen geschieht, wie die der Mucindrüsen, durch interepitheliale Lücken, nie aber, das sei noch einmal scharf betont, münden beide sekretorischen Elemente des Randwulstes zusammen in derselben Lücke oder haben sonst eine Beziehung zu einander. Wie bei *Cardita*, so sind auch hier die amorphen Massen, deren mächtige Ausbildung die wulstförmige Verdickung des Randes bedingt, als ein Produkt der Thätigkeit der FLEMMING'schen Zellen in der Binde substanz zu betrachten.

Auf Längsschnitten durch die Siphonen trifft man die Muskulatur teils längs, teils quer getroffen. Die längsgetroffenen Bündel sind in zwei Gruppen zu trennen; die eine zieht in der Längsachse der Siphonen dahin, das sind die Fasern des „retractor“, deren Kontraktion die Einziehung der Siphonen in die Schalen bewirkt. Die zweite zieht vom Epithel der Innen- zu dem der Außenfläche; diese nie kompakt auftretenden Muskeln nenne ich „compressor“, weil offenbar durch ihre Kontraktion Außen- und Innenfläche einander, wenn auch nur wenig, genähert werden müssen und so die Substanz der Siphonen zusammengepreßt wird. Die in Längsschnitten quer getroffenen Bündel sind solche, welche man auf Querschnitten ringförmig in der Siphosubstanz verlaufen sieht; ich nenne sie „constrictor“, weil ihre Kontraktion das Lumen der Siphonen verengern muß. Die Hauptmasse des Retractor, welche ein massiges Bündel darstellt, ist nach innen von der Mucindrüsenschicht der Siphon-Außenfläche gelegen (Fig. 28 m), durchkreuzt die erwähnten Tropfenmassen, zerspaltet sich in der Nähe der Papillarregion und endet schließlich in den Papillen. Dicht unter dem Epithel der Außenfläche findet sich ein ganz schmales Bündelchen von Retractorfasern, aus dem, wie auch aus der Hauptmasse, die Fasern des Compressor durch Umbiegen in eine andere Verlaufsrichtung hervorgehen. Die Bündel des Constrictor liegen hauptsächlich in der äußeren Mucindrüsenregion und reichen nach innen bis etwa zur Mittellinie.

Im Rande ist die hauptsächliche Richtung der Muskelfasern parallel zur Längsachse; man trifft dieselben daher bei der gewählten

Schnitttrichtung, welche quer zur Längsachse war, quergeschnitten. Sie ziehen dicht am Randwulste, nach außen von demselben, als kompakte Masse dahin und geben Bündel ab, die nach den Falten hin umbiegen.

Über die Innervation ist nur wenig zu berichten. Auf Querschnitten durch die Siphonen sieht man zahlreiche, teils dicke, teils zarte Nervenstämme in der Nähe des Epithels der Innenfläche, selten in der Hauptmasse der Retractorfasern liegen. In den Papillen verlaufen sie in deren Achse; sie enthalten allenthalben polyclone Ganglienzellen in großer Zahl. Ihre schließliche Endigung im Epithel vermochte ich hier nicht zu eruieren, da ich gelungene Goldpräparate nicht erhalten konnte, die gewöhnlichen Konservierungsmethoden aber für diese Verhältnisse bei dieser Species nicht ausreichten. Das allein ist mit Bestimmtheit auszusprechen, daß in den Verlauf der Endfibrillen Ganglienzellen nicht eingeschaltet sein können, da weder in den Papillen noch im Siphon irgendwelche Bildungen darauf hindeuten.

*Venus gallina* zeigt im großen und ganzen das gleiche Verhalten bezüglich der histiologischen Struktur seiner Siphonen und des Mantelrandes, wie *Cytherea*. Doch finden sich auch Abweichungen vor, und diese sind immerhin interessant genug, um eine besondere Besprechung dieser Art zu rechtfertigen.

Die Siphonpapillen besitzen ein Epithel, das aus 16,2 bis 20  $\mu$  hohen und 3,6—5,4  $\mu$  breiten, mit einem 1,8—2,7  $\mu$  dicken cuticularen Saume bedeckten wimperlosen Cylinderzellen besteht, deren basal gelegene Kerne von meist kreisrunder Gestalt sind und einen Durchmesser von ungefähr 3  $\mu$  haben. Die hohen Cylinderzellen finden sich mehr in der proximalen, die niedrigeren mehr in der distalen Papillenhälfte. In den Zellen ist zuweilen Pigment vorhanden, welches in Form tiefdunkler Körnchen dieselben so dicht erfüllt, daß die Kerne von ihnen völlig verdeckt werden. Die Pigmentzellen kommen in ganz unregelmäßiger Verteilung im Epithel vor, sowohl auf der nach außen, wie auf der nach innen gerichteten Fläche der Papillen; nur in der Spitze fehlen sie vollständig. Die gewöhnlichen Sinneszellen, deren Haarbesatz in meinen Präparaten nicht mehr erhalten war, stehen zwischen den indifferenten an der Papillenbasis in nur spärlicher, nach der Spitze zu in beträchtlicher Zahl und sind in der Spitze selber sehr reichlich vorhanden. Sie sind dadurch kenntlich, daß sie sehr schmal sind, kaum die Hälfte des Breitendurchmessers der

indifferenten besitzen und einen stäbchenförmigen, intensiv gefärbten und manchmal in das subepitheliale Gewebe hineinragenden Kern haben (Fig. 32). Bei Anwendung guter homogener Immersionen kann man, wenn auch sehr selten, Fibrillen an die Basis dieser Zellen herantreten sehen; die Fibrillen stammen aus dem Papillennerven, wie man ebenfalls sieht, und sind somit Nervenendfasern, in deren Verlauf vom Stamme bis zur Sinneszelle keine Ganglienzellen interpoliert sind. In jenen Siphopapillen, in denen frisch die langen Sinneshaare gefunden wurden, erkennt man dieselben auch im konservierten Objekte, und zwar am freien, meist etwas napfförmig eingezogenen Ende der Papillen (Fig. 32 so). Hier sind die Sinneshaare meistens noch erhalten; haben dieselben auch nicht mehr die ihnen in vivo eigene und sie charakterisierende Länge, so sind sie doch immerhin deutlich vorhanden. Zwischen je zwei Sinneszellen, die in ihrem sonstigen Erscheinen den gewöhnlichen Pinselzellen im Schnitte völlig gleichen, findet sich immer eine indifferente Zelle (Fig. 32 so), und man trifft somit in der Papillenspitze ein besonderes durch abwechselnd auf einander folgende Sinnes- und Stützzellen gebildetes Organ. Anhäufung von Ganglienzellen in der Nähe dieses Organes konnte ich bei dieser Art und auch bei *Tapes decussata*, von der die Figur 32 stammt, nicht wahrnehmen. Es unterscheidet sich also das Organ hier von dem gleichen Gebilde bei *Cardium edule*, wie ich es geschildert, nicht unbedeutend (cfr. Fig. 32 und 15): einmal durch die alternierende Gruppierung von Sinnes- und Stützzellen hier, die dort fehlt, und dann durch den eben hervorgehobenen Mangel eines interpolierten Ganglion. Indessen sind diese Differenzen für die Deutung des physiologischen Wertes des Papillenorganes von *Venus* und *Tapes* irrelevant, es handelt sich hier offenbar, wie bei *Cardium*, um Seitenorgane, deren Wert für das Tier schon früher, bei Besprechung von *Cardium*, diskutiert wurde.

Auf der Innenfläche der Siphonen zeigen die Epithelzellen die ganz gleichen Verhältnisse, sowohl hinsichtlich ihrer Maße, als auch ihrer Pigmentierung, wie die Epithelzellen der Papillen; das dort Gesagte findet daher hier buchstäbliche Anwendung. Nur die Pinselzellen sind selten. Wie bei *Cytherea* erscheinen auch hier die Zellen zu kleinen niedrigen Zotten gruppiert.

In den distalsten Partien der Siphon-Außenfläche gleichen die Epithelzellen ebenfalls denen der Papillen. Mehr proximalwärts werden sie höher, sie messen dann 18—30  $\mu$ , haben einen cuticularen Saum von 1,8  $\mu$  Breite und basal gelegene ovale

oder kreisrunde Kerne. Nach der Ursprungsstelle der Siphonen werden die Epithelzellen wiederum niedrig,  $7,2 \mu$ , und sind schließlich in der Bucht, welche zwischen der in der allgemeinen Beschreibung erwähnten Falte und den Siphonen vorhanden ist, ganz platt, nur etwa  $3,6 \mu$  hoch.

Auf der Siphon-Innenfläche finden sich dieselben amorphem Sekretmassen, wie in der gleichen Region von *Cytherea* (Fig. 30), doch bestehen einige nicht unwesentliche Unterschiede. Sie bilden wie bei der vorigen Species Stränge, die aus dicht gedrängten Tröpfchen zusammengesetzt sind, münden stets auf der Höhe einer Epithelzotte in interepithelialen Lücken (Fig. 30), haben aber bei weitem nicht die Ausdehnung nach der Mittellinie der Siphosubstanz hin, wie bei *Cytherea*. Sie erstrecken sich, von der Basis der Epithelzellen auf der Höhe der Zotte gemessen, etwa  $0,24 \text{ mm}$  tief in die Bindesubstanz; ihre mediale Grenze entspricht somit ungefähr den Basen der Zottenbuchten. In der Nähe der Papillarregion der Siphonen sind sie nur wenig entwickelt, werden dann proximalwärts allmählich stärker, um gegen die Siphowurzel hin wieder abzunehmen. Sie schwinden aber nicht vollständig, sondern sind noch an der Stelle, wo die Innenfalten beider Ränder verwachsen sind (cfr. allgemeine Beschreibung) in ziemlich beträchtlicher Menge vorhanden. Die tinktorialen Reaktionen dieser Tropfenmassen, die feineren Einzelheiten, die man an ihnen beobachten kann und ihre Durchkreuzung von Fasern des Retractor sind in Übereinstimmung mit *Cytherea* (Fig. 30). Auch in den Papillen kommen dieselben vor und zeigen hier folgende interessante Verteilung. In den innersten Papillen münden sie in deren basalen Abschnitten auf der Außenfläche, in den distalen auf der Innenfläche; in den mehr peripher stehenden Papillen münden sie in allen Abschnitten auf der Innenfläche, selten nur auf der Außenfläche. In den Spitzen der Papillen endlich fehlen sie ganz.

Stimmt so die Innenfläche der Siphonen von *Venus gallina* mit der von *Cytherea chione* durch die Existenz der Tropfenmassen überein, so unterscheidet sie sich von derselben durch das Fehlen der kleinen einzelligen Mucindrüsen. Die Färbung derselben ist stets eine so charakteristische, ihr Unterschied von der der giftigen Tropfenmassen ein so in die Augen springender (cfr. Fig. 27 von *Cytherea*), daß, wären sie vorhanden, ich sie sicher nicht übersehen haben würde.

Auf der Siphon-Außenfläche dieser Species kommen ebenfalls Mucindrüsen vor, wie bei *Cytherea*, aber auch hier sind nicht

unwichtige Unterschiede vorhanden. Die Drüsen, welche einzellige Gebilde sind, sind nämlich ganz außerordentlich spärlich vorhanden, kommen durchaus nicht in jeder Epithelzotte vor und sind so klein, daß man sie bei Anwendung schwacher Linsen leicht übersehen kann. Ihre Ausführungsgänge sind so schmal, daß sie nur mit sehr starken Systemen zwischen den Epithelzellen erkannt werden können. Sie finden sich ferner zwischen den Bündeln des Retractor vor, auch hierin im Gegensatze zu Cytherea.

Ich wende mich zur Beschreibung des eigentlichen Mantelrandes. Die schon makroskopisch sichtbare Aufspaltung desselben in zwei Falten wird durch das mikroskopische Schnittbild bestätigt. Die innere derselben ist im Schnitte wegen ihrer halskrausenartigen Gestalt nie in voller Ausdehnung zu erkennen; die Außenfalte, welche sich bekanntlich auch nach außen von den Siphonen findet, zerfällt in drei bis vier sekundäre Falten. Dies ist wegen des Ursprungs der Epicuticula von Wichtigkeit, der sich zwischen den beiden äußersten sekundären Falten findet. Das Epithel besteht auf beiden Hauptfalten aus etwa  $9\ \mu$  hohen und ebenso breiten, also kubischen Zellen, die einen Wimperbesatz nur über dem Randwulste zeigen, und zwischen denen Pinselzellen sich nur äußerst spärlich vorfinden. Da wo die krausenförmige Innenfalte sich gegen den Randwulst absetzt, trifft man einen konisch gestalteten, gegen den Branchialraum gerichteten Vorsprung, den man als accessorische Falte bezeichnen kann. Die Epithelzellen der letzteren gleichen denen der übrigen Randfalten, nur entbehren sie des deutlich doppelt konturierten Saumes.

Ganz eigenartige Verhältnisse zeigen die sekretorischen Elemente des Randes.

In der Falte, welche der Schale anliegend, die Siphonen begleitet, kommen zwei Formen von Drüsen vor. Die eine Form wird repräsentiert von meist kreisrunden Zellen, welche einkernig sind, dicht aneinander gedrängt liegen und der Außenfläche angehören. Sie münden mit feinen Fortsätzen (Ausführungsgängen) in interepithelialen Lücken und zeigen die Farbenreaktionen der Mucindrüsen. Ebenso finden sie sich, wenn auch sehr spärlich, abwärts vom Rande eine kurze Strecke weit in der Außenfläche des Mantels selber vor. Die zweite Form liegt an der Innenfläche der Falte und besteht aus sehr sparsam verteilten, isolierten einzelligen Drüsen. Ihre Färbung ist der der Mucindrüsen gerade entgegengesetzt, was also auf eine eiweiß-ähnliche, i. e. giftige Beschaffen-

heit des Sekretes hinweist. Sie erscheinen meistens unter dem Bilde von Tropfengkonglomeraten, während das Plasma der Mucin-drüsen eine zarte netzförmige Zeichnung erkennen läßt. Nur an einer Stelle, da nämlich, wo sich die Falte aufspaltet, liegen diese Drüsen massenhafter und zeigen zugleich mehrfach Übergänge von zarter Plasmastruktur zu Tropfenzerfall, münden aber auch hier auf der Innenfläche.

Im eigentlichen Rande kommen die sekretorischen Apparate in dreierlei Gestalt vor. Die einen sind einzellige kleine Mucin-drüsen; sie finden sich proximalwärts vom Randwulste an der ganzen Innenfläche, ziemlich tief in die Substanz eindringend, im Randwulste selber dem Epithel dicht anliegend, in der Bucht zwischen Innen- und Außenfalte, hier sowohl innen wie außen mündend, und auch auf der Außenfläche des Randes. An letzterem Orte hören sie an einer Stelle auf, welche dem proximalen Kontur des Wulstes gegenüberliegt. Mit Ausnahme der letztgenannten Region, wo sie nur spärlich sind, und des Wulstes selber, wo die zweite Form vorwiegt, sind sie so massenhaft vorhanden, daß sie das mikroskopische Bild beherrschen. Man kann an diesen Drüsen folgendes Detail erkennen. Im Ruhestadium, in welchem sie sich schon ziemlich intensiv in basischen Anilinfarben tingieren, erscheint ihr Plasma homogen. Mit Beginn der Thätigkeit stellt sich zuerst eine netzförmige Zeichnung ein, die bald einen Tropfenzerfall Platz macht, nur daß die Tropfen hier ein anderes Färbungsverhalten zeigen, wie z. B. in der vorhin erwähnten zweiten Drüsenform der Außenfalte an den Siphonen. Die Ausführungsgänge der Drüsen, welche direkte Fortsetzungen des Zellplasma sind, dokumentieren sich im Stadium der Ruhe, wenn man an Bismarckbraunpräparaten beobachtet, als schmale braune Stränge, welche zwischen den Epithelzellen in interepithelialen Lücken liegen. Hat die Umwandlung in Sekret stattgefunden und sind die Ausführungsgänge mit den auszustoßenden Massen erfüllt, dann erscheinen sie bei der erwähnten Färbung tief dunkelbraun, bauchig aufgetrieben und haben die Epithelzellen, zwischen welchen sie liegen, auseinander gepreßt. Sie sind in der ganzen Ausdehnung, in der sie im Epithel liegen, mit Sekret gefüllt und gleichen dadurch fast auf's Haar Becherzellen, von denen sie sich nur durch den Mangel eigener Kerne unterscheiden. Man findet nun, was beweisend ist für das allmähliche Vorrücken des Sekretes, zwischen den schmalen im Epithel liegenden Strängen und den bauchigen Auftreibungen zahlreiche Übergänge. Man sieht Aus-



führungsgänge, bei denen nur der basale Abschnitt der im Epithel steckenden Partie aufgetrieben ist, während der distale noch schmal ist: hier ist also das Sekret noch im Anmarsche von der Tiefe her. Eine andere Erscheinungsart ist die, wo der ganze im Epithel gelegene Ausführungsgang aufgetrieben ist: hier ist er also in seiner vollen Ausdehnung mit Sekret gefüllt. Und drittens trifft man sie so, daß der distale Abschnitt aufgetrieben, der basale schmal ist: hier ist also nur noch ein Rest von Sekret im Ausführungsgange vorhanden, der größere Teil ist ausgetrieben, der basale Abschnitt daher wieder zusammengefallen.

Die zweite Form der sekretorischen Gebilde wird durch die amorphen Massen repräsentiert, welche den Randwulst bilden. Sie sind von den mit ihnen zugleich auf der Innenfläche, aber von ihnen gesondert mündenden Mucindrüsen scharf zu trennen und zeigen sowohl in ihrem histiologischen als auch tinktorialen Verhalten die gleichen Einzelheiten, wie die Massen des Randwulstes von *Cardita* und *Cyprina*. Ein Unterschied von *Cytherea* besteht nur darin, daß die Massen hier relativ spärlich im Vergleich mit ihrer mächtigen Entwicklung bei jener Species sich finden.

Die dritte Form endlich sind Tropfenmassen, welche die Maschen des Bindegewebes erfüllen. Sie liegen in der Basis der krausenartigen, in der accessorischen Falte, münden in ersterer auf beiden Seiten, innen und außen, in letzterer nur außen, also auf der Fläche, welche dem Branchialraum abgewendet ist. Zwischen ihnen finden sich Mucindrüsen; beide Formen aber stehen in keinerlei Verbindung mit einander. Ihr tinktoriales Verhalten gleicht dem der amorphen Massen im Wulste bez. der Tropfenmassen der Siphon-Innenfläche. Ab und an kann man in ihnen undeutlich gefärbte Kerne erkennen.

Die Muskulatur der Siphonen unterscheidet sich von der bei *Cytherea* dadurch, daß hier die Constrictorfasern nur ganz schwach entwickelt sind; die Verteilung der Fasern des Retractor und Compressor ist in Übereinstimmung mit jener Species. Ganz eigenartige Bilder erhält man von den zarten Muskeln, die dicht unter dem Epithel der Siphon-Außenfläche verlaufen. Hier trifft man nämlich zahlreiche strichartige Figuren, welche auch auf der Innenfläche vorhanden sind, dort aber von den amorphen Massen fast völlig verdeckt werden. Bei Anwendung von Zeiss apochromat. homogen. Immersion  $\frac{2.0}{1.30}$  Ocular 8 findet man folgende Einzelheiten. Die indifferenten Epithelzellen namentlich der Außenfläche



lassen die sonst nur an Mazerationspräparaten sichtbare basale wurzelförmige Ausfaserung deutlich erkennen (Fig. 31). Die Compressorfasern und zum Teil auch Fasern, die vom Retractor stammen, spalten sich in der Nähe der Epithelbasen auseinander und diese letzten Enden, welche keinen gerade gestreckten Verlauf haben, sondern sich durch verschiedene Ebenen ziehen, daher nie im Schnitte in voller Länge getroffen sind, sondern als jene strichartigen Bildungen sich darstellen, gehen dicht in die Nähe der Epithelzellen, treten mit denselben aber nicht in Verbindung (Fig. 31). Stellenweise erhält man allerdings den Eindruck, als ob die Striche ein wenig über die Basen der Zellen hinausragen und sich dann an den Zellkörper inserierten oder auch direkt mit den einzelnen basalen Ausfaserungen verschmölzen. Sieht man aber genauer zu, so erkennt man, daß die Muskelenden niemals direkt an das Epithel herantreten, sondern vor den Zellbasen um- und zurückbiegen, wie man dies bei genauer Betrachtung der Fig. 31 erkennt, und sich unter einander vereinigen, so ein Netzwerk bildend, das, verstärkt durch die Fibrillen des Bindegewebes, einen subepithelialen Filz darstellt, in welchem indifferente und Pinselzellen stecken. Daß hier keine Verwechselung mit Nervenendfäden oder mit Bindegewebsfibrillen vorliegt, dafür bürgt die Färbung dieser Gebilde in Indigkarmin — Boraxkarmin. In den genannten Farbstoffen haben sie sich, wie alle Muskelfasern intensiv blau tingiert, während Nervenfibrillen darin stets rötlich werden, Bindegewebsfasern, wenn sie, was gelegentlich vorkommt, sich blau färben, nie in solcher Stippchenform erscheinen. Selbstverständlich lassen sich diese Details nur an gut konserviertem Materiale und an sehr feinen Schnitten erkennen; eine Schnittdicke von  $5\ \mu$  ist hier fast noch zu stark, die geschilderten Einzelheiten habe ich an Schnitten von nur  $3\ \mu$  Dicke beobachtet. Notwendig ist ferner eine distinkte Färbung, einfache Karmin- oder Hämatoxylintinktionen sind für diese intricaten Dinge wertlos.

Bezüglich der feineren Verhältnisse der Innervierung kann ich nicht mehr aussagen, als wie bei Cytherea.

*Tapes decussata* zeigt folgende histiologischen Einzelheiten. Die wimperlosen indifferenten Epithelzellen der Papillen und der Siphon-Innenfläche sind hohe schmale Cylinderzellen mit schmalem cuticularem Saume, basal gelegenen ovalen Kernen und sind entweder pigmenthaltig oder pigmentfrei. Im ersteren Falle

erfüllt das aus grauschwarzen kleinen Körnern bestehende Pigment meist die Zellen so dicht, daß auch die Region des Kernes völlig verdeckt ist; selten nur ist die basale Partie frei und dann der Kern sichtbar. Die Höhe der Epithelzellen beträgt  $28,8 \mu$ , ihre Breite, welcher die des Kernes entspricht, ist  $3,6 \mu$ , der Längsdurchmesser der Kerne beträgt  $14,4 \mu$ . In den Papillen hat sich das Epithel in nicht zu zahlreiche, verschieden breite und ziemlich hohe Zotten gelegt; an der Siphon-Innenfläche sind die Zotten niedrig und stehen sehr dicht aneinander. Die Sinneszellen sind zwischen den indifferenten an der Siphon-Innenfläche nur spärlich vorhanden, reichlich dagegen in den Papillen und besonders in deren freien Enden (Fig. 32 *sz*). Ebenso wie bei *Venus gallina* konnte ich hier an denjenigen Papillen, welche die langen Sinnesborsten bei Untersuchung frischer Objekte erkennen ließen, ein besonders gebautes und auf die Spitze lokalisiertes Sinnesorgan auffinden (Fig. 32 *so*). Der Bau derselben gleicht in allen Punkten dem der Seitenorgane von *Venus*.

An der Siphon-Außenfläche ist die Höhe der Epithelzellen  $32,4$ — $36 \mu$ , ihre Breite  $3,6 \mu$ , der Längsdurchmesser der ovalen Kerne  $7,2 \mu$ . Pigmenthaltige und nicht pigmentierte Zellen kommen in den distalsten Partien der Außenfläche promiscue vor, in den basalen drei Viertel der Längsausdehnung fehlt den Zellen das Pigment. Das Epithel hat sich in zahlreiche, hohe Zotten gruppiert, die dicht aneinander liegen (Fig. 33).

Es sei noch bemerkt, daß in den Siphonen Becherzellen nirgends zwischen den Epithelzellen sich finden.

Die sekretorischen Apparate bieten eine große Übereinstimmung mit denen von *Cytherea* dar. Es finden sich amorphe Massen oder richtiger Tropfenmassen in den Papillen vor, welche in der ganzen Substanz derselben verteilt sind und sowohl auf der nach innen, wie der nach außen gerichteten Fläche münden. Diese Tropfenmassen finden sich auch auf der Siphon-Innenfläche. Von den gleichen Gebilden bei *Cytherea* und *Venus* unterscheiden sie sich dadurch, daß sie in einer Ausdehnung von höchstens  $90 \mu$  von der Basis der Epithelzellen ab in die Siphonalsubstanz sich erstrecken und daß sie nicht, wie bei jenen Arten, von einander getrennte Stränge darstellen, sondern eine zusammenhängende Masse bilden. Sie münden nämlich nicht bloß in den Zottenhöhen, sondern auch in den Zottenbuchten, finden sich also in der ganzen Länge der Innenfläche unter dem Epithel. Sie werden daher auch nicht von den Fasern des Retractor durchzogen, wie dies bei

Cytherea und Venus der Fall ist. In ihren tinktorialen Eigenschaften sind sie in vollkommener Übereinstimmung mit den Massen der bisher besprochenen beiden Arten, stellen also ein giftiges Sekret dar.

Ferner kommen an der Innenfläche der Siphonen von Tapes noch kleine einzellige Mucindrüsen vor, ganz wie bei Cytherea, nur daß sie hier recht spärlich sind.

An der Siphon-Außenfläche finden sich, ebenfalls wie bei Cytherea, in sehr großer Menge Mucindrüsen, deren Lagerung nach außen von den Fasern des Retractor und zwischen den Bündeln des Constrictor dem gleichen Verhalten bei Cytherea völlig entspricht (Fig. 33). Die während der Drüsenenthätigkeit in dem homogenen Plasma auftretende Netzzeichnung ist hier besonders deutlich und läßt sich auch bis in die in interepithelialen Lücken steckenden Ausführungsgänge verfolgen (Fig. 33 *md*). Die Drüsenzellen, die dicht an der Papillarregion nur vereinzelt stehen, mehr proximalwärts aber sehr massenhaft sind, sind zuweilen so eng aneinander gepreßt, daß ihre gegenseitigen Grenzen nicht mehr wahrnehmbar sind. Dennoch läßt sich feststellen, daß sie nie ineinander übergehen oder mit einander zusammenhängen, daß vielmehr jede Drüse von ihren Nachbarn isoliert bleibt und jede ihren eigenen Ausführungsgang gesondert von denen der daneben liegenden Drüsen in das Epithel hineinsendet. An einzelnen Stellen sieht man das Sekret das Niveau der Epithelzellen überragen (Fig. 33 *x*).

Die histiologischen Verhältnisse des Mantelrandes sind folgende. Er spaltet sich in vier Falten, von denen drei nach innen, eine nach außen von der Epicuticula sich finden. Alle haben im mikroskopischen Bilde kegelförmige Gestalt. Die innerste Falte ist mit ihrer Innenfläche dem Branchialraum zugekehrt, während ihre Außenfläche in ein breites Plateau übergeht, an dessen äußerem Rande sich die Falte erhebt. Diese setzt sich nach außen in eine schmale Bucht fort, von der aus die dritte Falte aufsteigt, deren Außenfläche sich tief herabsenkt, um dann in die vierte, die Außenfalte, überzugehen. Die Epithelzellen der innersten Falte sind wimperlose, cylindrische Gebilde von  $16,2\ \mu$  Höhe, die sich ziemlich scharf vom subepithelialen Gewebe absetzen. Ihre kreisrunden oder ovalen Kerne liegen basal. Sinneszellen sind hier, wie an den übrigen nach innen von der Epicuticula stehenden Falten nur spärlich vorhanden. Im Plateau haben sich die Epithelzellen zu zahlreichen kleinen Zotten grup-

piert, während sie gleichzeitig bedeutend höher geworden sind; sie messen  $28,8 \mu$ , sind wimperlos und besitzen einen schmalen cuticularen Saum. Das Epithel der zweiten Falte gleicht dem der Plateaus, auf der dritten Falte sind die Zellen niedriger,  $18 \mu$ , haben dasselbe Maß auf der Außenfalte, flachen sich an deren Außenfläche allmählich ab und gehen in das fast platte Epithel der Außenfläche des Randes über. Auf der Innenfläche des Randes, in welche die der innersten Falte des Randes sich kontinuierlich fortsetzt, ist das Epithel bewimpert,  $23 \mu$  hoch, sehr schmal und mit teils ovalen, teils kreisrunden Kernen versehen.

Von den sekretorischen Apparaten sind bei weitem am reichlichsten die Mucindrüsen vorhanden. Dieselbe finden sich an der ganzen Innenfläche des Randes, in den drei Falten nach innen von der Epicuticula und, allerdings nur spärlich, an der Außenfläche des Randes. Sie münden mit schmalen Ausführungsgängen in interepithelialen Lücken.

Weniger reichlich entwickelt und darum auch keine wulstförmige Verdickung des Randes bedingend sind die amorphen Sekretmassen, welche sich wie die von Cytherea färben. Sie finden sich namentlich in der innersten Falte, auf deren Außenfläche sie münden, während die Mucindrüsen ihr Sekret nach innen, in den Branchialraum hinein entleeren, und kommen ebenso zahlreich am innersten distalsten Abschnitte des Randes vor. Weniger reichlich sind sie in der dritten Falte. Sie liegen vielfach um die Mucindrüsen herum, unterscheiden sich aber von diesen durch ihre ganz andere Färbung und münden stets für sich, von den Drüsen getrennt, in interepithelialen Lücken.

Eine ganz eigentümliche Erscheinung bietet die Bindesubstanz des Randes dieser Art dar. Bei Anwendung schwacher Vergrößerungen erhält man den Eindruck, als ob in der Nähe des Epithels, und zwar stärker ausgesprochen auf der Innenseite, schwächer auf der Außenseite, eine Anhäufung von Kernen sich finde, die sich bis in die Falten erstreckt. Starke Systeme lassen hier eine Art zelliger Infiltration des Gewebes erkennen. Die Zellen sind membranlos, die scharfen Konturen, welche man um sie herum findet, rühren von den sie einschließenden Fibrillen der Bindesubstanz her. Ihr Plasma ist fein gekörnt und färbt sich nur wenig; ihre Gestalt ist entsprechend den Maschen des Bindegewebes eine rundliche, hat aber stellenweise durch gegenseitigen Druck einer polyedrischen Platz gemacht. Die Kerne, die meist

einzelnen, selten zu zweien in einer Zelle vorkommen, sind kreisrund und central gelegen. Diese Zellen sind die FLEMMING'schen Zellen der Binde substanz; in dieser massenhaften Anhäufung habe ich sie aber nur selten bei den Acephalen getroffen.

Bezüglich der Muskulatur ist nur hervorzuheben, daß Retractorfasern weder in den Tropfenmassen der Innen-, noch zwischen den Mucindrüsen der Außenfläche vorkommen; sonst ist die Verteilung derselben wie bei Cytherea.

Auch bezüglich der Innervierungsverhältnisse kann auf das bei jener Art Gesagte verwiesen werden.

Von *Artemis exoleta* habe ich nur den Mantelrand untersucht. Derselbe geht in vier Falten aus, welche Mucindrüsen in ziemlich beträchtlicher Menge enthalten, und besitzt einen Wulst, welcher von sehr reichlich vorhandenen Sekretmassen gebildet wird. Eine eingehendere Beschreibung ist unnötig, da die histiologischen Verhältnisse, Kleinigkeiten abgerechnet, denen im Rande von Cytherea vollständig gleichen; das dort Gesagte findet daher hier Anwendung.

Auch bezüglich der *Petricola lithophaga* kann ich mich kurz fassen. Hier sind die Einzelheiten in fast genauer Übereinstimmung mit Cytherea, mit der Maßgabe allerdings, daß die giftigen Sekretmassen der Innenfläche der Siphonen sehr schwach entwickelt sind, daß innen keine Mucindrüsen vorkommen und daß in den Siphopapillen sowohl Mucindrüsen wie Giftmassen sich finden. Der Rand geht in zwei Falten aus, und besitzt einen mächtig entwickelten Randwulst. Das Detail ist ebenfalls das gleiche wie bei Cytherea.

Aus den vorstehend im einzelnen geschilderten histiologischen Verhältnissen der Siphonen und des Mantelrandes in den Familien der Veneriden und Petricoliden geht als physiologisch interessanteste und wichtigste Thatsache hervor, daß bei allen untersuchten Arten auf den Innenflächen der genannten Organe hauptsächlich ein Sekret gebildet wird, das wegen seiner chemischen Eigenschaften, soweit dieselben durch die tinktoriale Reaktion sich kundgeben, als ein giftig wirkendes betrachtet werden muß. Die Außenfläche der Siphonen und die Falten, in welche sich der Mantelrand spaltet, enthalten dagegen Apparate, welche Mucin bereiten. Beide Formen dienen den betreffenden Tieren

zum Schutze; aber wie die Art des Sekretes eine verschiedene ist, so wird auch die Schutzwirkung, ich meine die Bedeutung der produzierten Stoffe für die Erhaltung des Individuum, eine verschiedene sein.

Die Schleimdrüsen auf der Außenfläche der Siphonen umgeben dieselben mit einer mehr oder weniger dicken Sekretschicht, die einmal den direkten Kontakt des Seewassers mit dem epithelialen Belage verhindern wird und dann dazu geeignet ist, die Siphonen bei ihren Bewegungen im Sande oder Schlamm vor gröberen Verletzungen zu bewahren. Wie ich in den mir von der Verwaltung der zoologischen Station zu Neapel zur Verfügung gestellten Aquarien, deren Boden ich mit Sand bedeckt hatte, beobachten konnte, vergraben sich die hier behandelten Arten so, daß nur die Siphonen aus dem Sande hervorragen. Leicht könnte es daher geschehen, namentlich bei brusken Retraktionen, wie sie die Tiere, oft anscheinend ohne Veranlassung, ausführen, daß die Außenfläche der Siphonen in unliebsame Berührung mit den Kanten kleiner Steinchen gelangte. Dies verhütet aber jener Schleim, welcher nicht bloß eine Decke um die Siphonen bildet, sondern auch die Sandschicht, die jene umgiebt, glättend überzieht. Und ähnlich liegen die Verhältnisse für die Falten des eigentlichen Randes; diese werden gelegentlich über die Schalen vorgestreckt, sind also denselben äußeren Fährlichkeiten ausgesetzt, wie die Siphonen.

Anders die Bedeutung und Wirkung der Giftmassen.

Wenn die die Siphonenöffnungen umstehenden Papillen, welche die hauptsächlichsten Träger taktiler Empfindlichkeit sind, berührt werden, so antworten sie darauf mit einer Kontraktion. Diese wird entweder nur geringfügiger Art sein oder sich ausbreiten und bis zum völligen Zurückziehen der Siphonen gehen können, je nachdem der Insult nur ein minimaler oder ein sehr heftiger ist. In dem einen wie in dem anderen Falle wird durch die Kontraktion das Sekret aus der Bindesubstanz der Papillen bzw. der Siphon-Innenfläche durch die interepithelialen Lücken ausgepreßt und dadurch das den Insult hervorrufende Objekt unschädlich gemacht. Ist dasselbe ein lebendes Wesen, so wird es infolge der Giftigkeit der Tropfenmassen getötet, ist es lebloser Natur, so wird es von dem in reichlicher Menge vorhandenen Sekrete so umhüllt, daß es einen Schaden nicht weiter anrichten kann.

Diese Betrachtung erklärt den anscheinend auffallenden Umstand, daß nicht bloß im Branchial-, sondern auch im Kloaken-



sipho giftiges Sekret produziert wird. Es ist meines Dafürhaltens ohne weiteres einleuchtend, daß auch der Kloakensipho einen Verteidigungsapparat haben muß, weil er den gleichen Angriffen, wie der Atemsipho, namentlich durch mikroskopisch kleine Wesen, ausgesetzt ist. Diese können ebenso gut in den einen wie in den anderen Sipho eindringen bzw. einzudringen versuchen und müssen hier wie dort unschädlich gemacht werden.

Und was für die Siphonen, das gilt *mutatis mutandis* für den Branchialraum, dessen ventraler Schutz durch den Randwulst gebildet wird.

Ich habe die von mir gefundenen histiologischen Details im Zusammenhange dargestellt und absichtlich, um den Überblick nicht zu erschweren, unterlassen, auf diejenigen Arbeiten dabei Rücksicht zu nehmen, welche über dieselben Arten in der Litteratur vorliegen. Dieses Versäumnis soll jetzt nachgeholt werden.

SHARP (43) hat bei *Venus mercenaria*, *V. verrucosa*, *Tapes decussata* und *Petricola pholadiformis* zwar keine komplizierten Augen, wie WILL (49), wohl aber Pigmentzellen gesehen, welche als lichtempfindlich, als „retina cells“ von ihm gedeutet werden. Worauf diese Auffassung basiert, welche physiologischen Thatsachen diese Erklärung aufnötigen, darüber läßt sich SHARP nicht näher aus. Ihm genügt es vollständig, daß gewisse Epithelzellen pigmentiert sind und einen breiten cuticularen Saum haben, um sie zu Sehzellen zu stempeln. Ich hätte diese in sich haltlosen Angaben, die noch dazu auf ganz oberflächlichen Beobachtungen beruhen — die Drüsen an der Sipho-Außenfläche brauchte SHARP, als für seine Zwecke nebensächlich, nicht zu erwähnen, aber zeichnen mußte er sie, wenn seine Abbildungen naturgetreu sein sollten — gar nicht weiter kritisiert, wenn dieselben nicht von ernstesten Forschern als Beweise für die allmähliche, phylogenetische Entwicklung der Augen aus einfachen Pigmentzellen wiederholt citiert worden wären. Nach meinen eigenen Untersuchungen muß ich sagen, daß SHARP nur eine nicht bestreitbare Thatsache mitgeteilt hat, nämlich daß bei Muscheln Pigmentzellen vorkommen, und diese war schon vor ihm bekannt. Alle übrigen Angaben dieses Forschers sind absolut irrig und wertlos.

Der zweite Histiologe, welcher die Siphonen und den Mantelrand der Veneriden einer Analyse unterworfen hat, ist ROULE in seiner Arbeit „Recherches histologiques sur les mollusques lamellibranches“ (37). Er beschreibt die Siphonen von *Tapes decussata*

und den Mantelrand von *Tapes aurea* (pg. 37 und ff. l. c.). Seine Angaben über die Verteilung der Muskeln in den Siphonen decken sich völlig mit den meinigen; seine sonstigen Untersuchungsergebnisse aber, abgesehen von dem hier nicht näher interessierenden Nachweise, daß eine direkte Wasseraufnahme nicht statt hat, stehen zu den meinigen in denkbar schärfstem Gegensatze.

Auf der Außenfläche der Siphonen von *Tapes* findet er ein cylindrisches Epithel, in welchem zerstreut Becherzellen vorkommen sollen, und außerdem stäbchenförmige Gebilde, welche sich durch Fibrillen von granuliertem Aussehen mit zahlreichen großen Zellen vereinigen. Letztere sollen unterhalb des epithelialen Belages in der Bindesubstanz gelegen sein, durch Fortsätze untereinander anastomosieren und so ein engmaschiges Netz bilden. Stäbchen, Fibrillen und Zellen färben sich nach ROULE intensiv sowohl in Bismarckbraun als auch in Eosin-Hämatoxylin (ROULE hat letztere Färbung nach der RENAUT'schen Methode ausgeführt). Die Zellen sind bi- und multipolar, die stäbchenförmigen Gebilde sind varikös und zeigen, wie die Fibrillen, zahlreiche kleine Granulationen. Die Zellen sind nach ROULE Ganglienzellen, die zu einem subepithelialen Plexus vereinigt sind, die stäbchenförmigen Körper, die im Epithel liegen, sind Nervenendapparate („terminaisons tactiles“) und also sind, was ROULE allerdings nicht sagt, aber was aus seiner Darstellung von selber folgt, die beide Gebilde verbindenden Fibrillen — Nervenfasern. In den Nervenendapparaten kommen keine Kerne vor, wenigstens ist es eine seltene Ausnahme, daß man in ihnen welche antrifft.

Wenn man sich der Darstellung erinnert und die Figur betrachtet, die ich selber von der Außenfläche der Siphonen von *Tapes* gegeben habe (Fig. 33), so wird es klar, daß wir beide dasselbe gesehen haben, daß jedoch ROULE diejenigen Bildungen für nervöser Natur hält, die ich als Mucindrüsen bezeichnet habe (Fig. 33 *md*). ROULE erscheint zwar seine Deutung außer allem Zweifel, ich aber muß sie für völlig verfehlt halten. Zunächst ist es höchst auffallend, daß jenen Forscher die Abwesenheit der Kerne in den taktilen Endapparaten nicht stutzig gemacht hat. Wohl citiert er FLEMING's erste Arbeit über die Histiologie der Muscheln, doch hat er dieselbe offenbar nicht sorgfältig genug studiert, sonst hätte ihm nicht entgehen können, daß nach FLEMING für die taktilen Endapparate, i. e. für die Pinselzellen, nicht bloß das Vorhandensein eines Kernes, sondern auch dessen besondere Lagerung charakteristisch ist.

Doch auch abgesehen davon ist die Deutung, die ROULE giebt, vollständig irrig. Wie der Autor selber sagt, färben sich die fraglichen Bestandteile der Siphon-Außenfläche in Bismarckbraun sehr intensiv. Und das ist eine Eigenschaft, welche weder Sinneszellen, noch namentlich Ganglienzellen zukommt. Wer nur irgendwie eine Erfahrung darüber besitzt, in welcher Weise die physiologisch verschiedenen Zellen des Metazoenkörpers auf die einzelnen Farbstoffe, besonders die Aniline, reagieren, der muß die ROULE'sche Erklärung verwerfen. Ob man Sublimatessig, wie ROULE, oder Pikrinsalpetersäure, wie ich, oder irgend ein beliebig anderes der gebräuchlichen Fixationsmittel verwendet, ist gleichgiltig: das Plasma der Ganglienzellen, die Nervenfasern und Nervenendapparate färben sich in Anilinen gar nicht oder nehmen nur ein zartes Kolorit an. Hätte ROULE die sogenannten Ganglienzellen dieser Gegend mit den wirklichen Ganglienzellen, wie sie sich im Siphonerven zahlreich genug vorfinden, verglichen, so würde ihn der erste Blick belehrt haben, daß hier eine tinktorial und darum auch physiologisch von den Ganglienzellen unterschiedene Zellart vorliegt. Der Einwand dürfte wohl kaum gemacht werden, daß die periphere, zwischen Nervenstamm und Endapparat eingeschaltete Ganglienzelle ein von der mehr central gelegenen verschiedenes Färbungsvermögen besitzt; histiologisch bleibt Ganglienzelle — Ganglienzelle, wo sie auch immer im Körper vorkommen möge.

Ein anderes Moment, was ROULE hätte stutzig machen sollen, ist die beträchtliche Dicke der Fibrillen, welche Zellen und stäbchenförmige Körper miteinander verbinden (Fig. 33). So dick, so in die Augen springend sind die Nervenendfibrillen leider weder bei den Acephalen, noch den Mollusken überhaupt. Im Gegenteil, dieselben sind so zart und fein, so überaus schwierig zu erkennen, daß es der größten Aufmerksamkeit und der besten und stärksten Linsen bedarf, um sie überhaupt in dem Gewirr der Fäden von Bindegewebsfibrillen zu unterscheiden.

Und als letztes Moment gegen die nervöse Natur der betreffenden Bildungen spricht ihre von ROULE ganz richtig hervorgehobene grobe Granulierung. Das ist ebenfalls eine Struktureigentümlichkeit, welche Ganglienzellen, Nerven und Nervenendapparaten durchaus abgeht. Ganglienzellen sind stets sehr zart granuliert, Nervenfasern und Nervenendzellen aber gar nicht.

Die Gebilde sind also sicher nicht nervös, sie können vielmehr nur drüsiger Natur sein, denn nur Drüsenzellen, und zwar

Mucindrüsenzellen, zeigen das Vermögen, sich intensiv in basischen Anilinen zu färben.

Nunmehr kann sich auch ROULE nicht wundern, daß die stäbchenförmigen Gebilde — das sind die in den interepithelialen Lücken mündenden Drüsenausführungsgänge — in den Papillen so spärlich sind, ja in deren Spitze ganz fehlen, oder, wie der Autor meint, daß die Papillen arm an solchen Nervenendapparaten seien. Die Papillen sind reich an Pinselzellen, nur zeigen letztere im mikroskopischen Schnittbilde ein anderes Verhalten, als ROULE glaubte (cfr. Fig. 32 und 33).

ROULE hat ferner in dem Epithel der Innen- wie der Außenfläche der Siphonen Becherzellen gesehen. Das ist entschieden ein Irrtum, denn Becherzellen färben sich meistens, wenn sie nämlich mucinhaltig sind, in Bismarckbraun so intensiv, wie die Drüsenausführungsgänge; nicht macinhaltige kommen aber sicher nicht vor.

Hat so ROULE eine Drüsenform, welche in den Siphonen vorkommt, völlig verkannt, so hat er die amorphen Tropfenmassen überhaupt nicht erkannt. Und doch geben die von ihm benützten Färbungsmethoden, namentlich Eosin-Hämatoxylin, so klare, scharfe Bilder derselben, daß sie eigentlich nicht gut zu übersehen sind. Daß dies bei ROULE dennoch der Fall gewesen, ist, glaube ich, auf das von ihm verwandte Fixationsmittel zurückzuführen. Sublimat, so vorzüglich es sonst ist, ist zum Studium histiologischer Verhältnisse bei Muscheln wie bei Mollusken überhaupt nach meinen Erfahrungen unbrauchbar, weil es nicht genügend schnell in die Tiefe der Gewebe eindringt. Daß ROULE nicht sonderlich konserviertes Material untersuchte, geht, wie mich bedünken will, aus seinen Abbildungen hervor, die mir vielfach den Eindruck erwecken, als wären seine Objekte stark gequollen gewesen.

## VIII. Tellinacea.

(Fig. 34—38.)

Untersucht wurden *Donax trunculus* L., *Psammobia vespertina* Lam., *Tellina nitida* Poli und *Tellina planata* L.

### A. Allgemeines.

*Psammobia vespertina* besitzt zwei vollständig getrennte Siphonen von milchweißer Farbe, von denen der Atemsiphon stets

weiter ausgestreckt werden kann, als der Analsipho. An ihren freien distalen Enden tragen sie in den meisten Fällen 6, selten 8 kurze kegelförmige Papillen, die gleich weit voneinander entfernt stehen und den Siphonenenden ein mauerzinnenartiges Aussehen verleihen. Von jeder Papille aus geht durch die ganze Länge der Siphonen auf deren Außenfläche eine weiße, scharf markierte Linie, die bei Lupenbetrachtung leicht prominent erscheint. Diese Linien, 6 bzw. 8 an Zahl in jedem Sipho, können als Rippen der Siphonen bezeichnet werden.

Der in seiner ganzen Ausdehnung offene Mantelrand dieser Species ist mit einer leicht zerreißlichen Epicuticula bedeckt, die von bräunlicher Färbung ist. Hat man dieselbe abgezogen, so treten sehr kurze kegelförmige Papillen zu Tage, welche in einer Reihe und ziemlich weit voneinander entfernt stehend sich auf der Innenfalte des Randes finden. Ein Randwulst ist nicht vorhanden.

Die makroskopisch wahrnehmbaren Einzelheiten der Siphonen und des Randes von *Tellina nitida* weichen ein wenig von denen von *Psammobia* ab. Die Siphonen, welche ebenfalls völlig getrennt sind und von denen der branchiale bedeutend länger ist als der Analsipho, haben an ihren distalen Öffnungen kegelförmige Papillen, welche in viel größerer Zahl sich finden, als bei *Psammobia*. Dagegen kommen Rippen auf der Außenfläche der Siphonen nicht vor. Der Mantelrand, dessen Epicuticula sehr zart ist, ist in seiner ganzen Ausdehnung vom vorderen Schließmuskel ab bis zu den Siphonen offen. Nach außen von letzteren und von denselben durch ein relativ breites Thal getrennt, findet sich eine vom Mantelrande her kommende Falte, welche nach dem Rücken des Tieres hinzieht und hier mit der der Gegenseite verwächst. Von vorn bis hinten ist die Innenfalte des Randes — in wie viele derselbe sich spaltet, läßt sich makroskopisch nicht erkennen — mit kleinen Papillen besetzt, die dem Rande bei Betrachtung mit bloßem Auge ein gezähneltes Aussehen verleihen. Ein Randwulst fehlt wie bei *Psammobia* so auch hier.

Die ganz gleichen Verhältnisse, wie bei *Tellina nitida*, finden sich bei *Tellina planata* und *Donax trunculus*.

Über die Nervenverteilung ist folgendes anzumerken: Das Visceralganglion von *Psammobia vespertina* ist an seinem vorderen Ende in zwei konische Verlängerungen ausgezogen, von denen jederseits das Cerebrovisceralkonnektiv entspringt. Seitlich geht von dem Ganglion jederseits der Kiemennerv ab. Nach hinten

entspringt von den hinteren Winkeln des, wie bei allen Siphoniaten, vier-eckigen Ganglion jederseits ein Nerv, der Fasern für den hinteren Schließmuskel, das Rectum und die Siphonen enthält. Dieser beiderseits der Medianlinie, also paarig vorhandene Nerv giebt kurz hinter der Afterpapille auf der medialen Seite einen Nerven für den hinteren Schließmuskel ab. Hinter dem Muskelnerven entspringen die Nerven für die Siphonen; der näher zum Ganglion entspringende ist für den dorsalen, der in weiterer Entfernung sich abzweigende für den ventralen Siphon bestimmt. Jeder Siphonerv teilt sich in drei bis vier Äste, so daß also entsprechend der Zahl der Siphonrippen in jedem Siphon sechs bis acht Nervenstämme verlaufen. Vom dorsalen Siphonerven zweigt sich ferner noch ein kleiner Ast ab, der in kurzem Bogen rücklaufend sich zum Rectum begiebt. Da, wo der für den Atemsiphon bestimmte Nerv sich abtrennt, macht der Rest des Hauptstammes einen nach hinten konvexen Bogen und geht in den Mantelrand hinein, hier nach vorn ziehend. Die Siphonenäste würden, wenn man die DUVERNOY'sche Nomenklatur acceptieren will, dem hinteren, der Endast dem seitlichen Mantelnerven entsprechen. Die Differenz der Schilderung von DUVERNOY (10; XXII Monographie) und der meinigen ist nicht unbeträchtlich. Nach jenem Autor gehören nämlich die beiden (rechter und linker) Nervenstämme des Kloakensiphon zum „palléal postérieur“, während er die Stämme, die im Mantel und dem ventralen Siphon sich ramifizieren, zum „palléal latéral“ rechnet. Auch die Ursprungsweisen der einzelnen Nerven giebt DUVERNOY anders an, wie ich; auf wessen Seite das Recht ist, müssen neue Untersuchungen entscheiden.

Von den Cerebralganglien entspringt außer den Konnektiven und der Kommissur jederseits ein Nerv, welcher direkt nach vorn

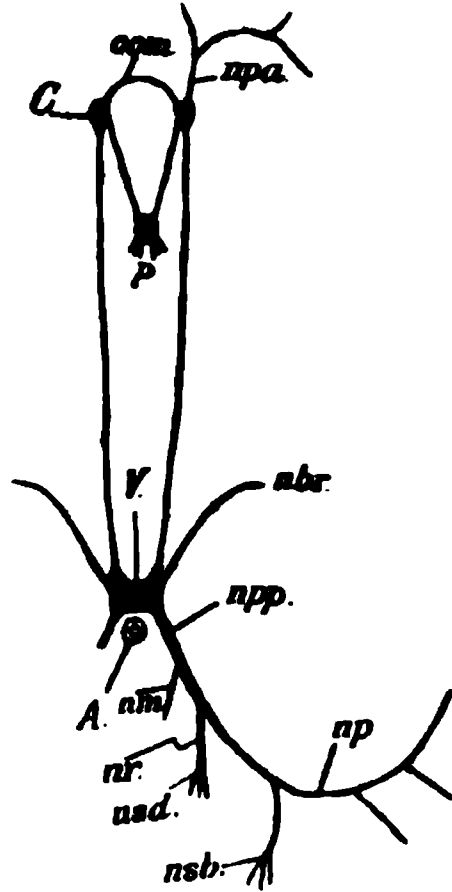


Fig. I.

Schematische Darstellung des Centralnervensystems von *Psammobia vespertina*.

*O.* Cerebral-, *P.* Pedal-, *V.* Visceralganglion; *abr.* Kiemennerv; *com.* Commissur; *npp.* Nervus pallialis posterior; *nm.* Muskelnerv; *nsd.* Dorsalsiphonerv; *nsb.* Branchialsiphonerv; *nr.* Rectalnerv; *np.* Mantelnerv; *npa.* Nervus pallialis anterior; *A.* Afterpapille.



gehend zunächst durch einen dieselbe Verlaufsrichtung innehalten-  
den, feinen Zweig den vorderen Schließmuskel innerviert. Dann  
biegt der Nerv in einem nach vorn konvexen Bogen in den Mantel-  
rand ein, giebt einen Ast für die vordere Mantelpartie ab und  
läuft dann im Mantelrande, in diesem sich ramifizierend, nach  
hinten. Die wahrscheinliche Vereinigung des vom Cerebral- und  
des vom Visceralganglion kommenden Mantelnerven habe ich durch  
Präparation nicht darstellen können.

Das Nervensystem von *Tellina planata*, welchem das von  
*T. nitida* und *Donax trunculus* vollständig gleicht, weicht von dem  
von *Psammobia* nur insofern ab, als die Nerven für den hinteren  
Schließmuskel — ein Nerv jederseits der Medianlinie — direkt  
vom Visceralganglion entspringen und nicht, wie dort, aus dem  
vereinigten hinteren und äußeren Mantelnerven stammen.

### B. Spezielle Beschreibung.

*Psammobia vespertina* zeigt in der feineren Struktur  
seiner Siphonen so bemerkenswerte Unterschiede von den übrigen  
von mir untersuchten Tellinaceen, daß eine gesonderte Beschreibung  
der bei dieser Art zu beobachtenden Einzelheiten notwendig ist.  
Diese soll daher zunächst erfolgen.

Untersucht man eine der kurzen Papillen, welche die Enden  
der Siphonen umstehen, oder eine Mantelrandpapille frisch in  
Seewasser, so hat man zunächst die Abwesenheit der Wimper-  
bewegung zu konstatieren, da die indifferenten Zellen dieser  
Regionen völlig wimperfrei sind. Die Epithelzellen der Papillen,  
welche niemals Pigment enthalten, haben einen homogenen, leicht  
glänzenden,  $4\ \mu$  dicken cuticularen Saum, welcher von schmalen  
Dornen überragt wird, die, von circa  $4\ \mu$  Höhe, unbeweglich auf  
dem Saume stehen. Während diese Dornen auf den Seitenwänden  
der Papillen nur spärlich zu treffen sind, sind sie in deren Spitzen  
sehr reichlich vorhanden (Fig. 34 *d*). Bei Anwendung mittelstarker  
Systeme (etwa Zeiß D) erkennt man, daß die Dornen auf kleinen  
Hügeln aufsitzen, die namentlich in der Papillenspitze fast halb-  
kugelig gewölbt sind (Fig. 34 *d*). Die Hügel sind zart, durch-  
sichtig und man kann den Dorn in sie hinein verfolgen, der so-  
mit als ihre Achse erscheint (Fig. 34). An Macerationspräparaten,  
welche einen weiteren Aufschluß geben, findet man jeden dieser  
Hügel von drei nebeneinander liegenden Zellen gebildet, die an-

scheinend — etwas Gewisses habe ich hinsichtlich dieses Punktes leider nicht feststellen können — von einer zarten Membran zu einem einheitlichen Ganzen zusammengefaßt sind. Die beiden lateral gelegenen Zellen sind dunkel granuliert, ihr proximales Ende ist wurzelförmig ausgefasert; ihre Gestalt ist im allgemeinen gebogen keulenförmig (Fig. 35), und zwar so, daß sie am freien Ende mäßig aufgetrieben erscheinen, während sie basalwärts sich allmählich verjüngen und dabei gleichzeitig nach der Medianlinie des Gebildes zu sich leicht konkav einbiegen. Der Kern jeder dieser Zellen liegt im distalen Drittel. In der Mitte ist eine Zelle gelegen (Fig. 35), deren Gestalt das gerade Gegenteil der beiden anderen ist, sie ist also an ihrem distalen Abschnitte schmal und wird proximalwärts breiter. In ihrer proximalsten, mäßig angeschwollenen Partie ist ein ovaler Kern gelegen. Sie setzt sich dann in eine im Macerationspräparate nur ausnahmsweise erhaltene feine Faser fort, welche kleine Varikositäten besitzt (Fig. 35). Der schmale distale Abschnitt der medianen Zelle zeigt an seinem freien Ende entweder einen schmalen, doppelt konturierten Saum, oder, bei günstiger Lagerung, eine ovale Oberfläche, von welcher kurze Haare entspringen, die in dem macerierenden Reagens leicht knotig geworden sind und in sehr vielen Fällen, bei zu weit vorgeschrittener Maceration nämlich, ganz fehlen können. Der freie Saum über den lateralen Zellen dieser dreiteiligen Bildungen erscheint zuweilen doppelt konturiert; ob der doppelte Kontur aber, der sich auch auf die Seiten der Gebilde fortsetzt, als Membran aufzufassen ist oder nicht, das habe ich, wie schon oben bemerkt, nicht definitiv entscheiden können.

Wenn man sich der Darstellung erinnert, welche ich im ersten Teile von den Sinneszellen in den Mantelrandfäden der Pectiniden gegeben habe (cfr. I. Teil, p. 66 u. ff. des Sonderabdruckes) und wenn man die Figuren dort (Fig. 25 und 26) mit den hier beigegebenen (Fig. 34 und 35) und mit obiger Schilderung vergleichen will, so wird man eine vollkommene Übereinstimmung anerkennen müssen. Denn die median gelegene Zelle ist eine FLEMMING'sche Pinselzelle, deren Schema sie vollkommen entspricht, die feine Faser, in welche sie sich fortsetzt, ist eine Nervenfibrille, die beiden lateralen Zellen sind indifferente Stützzellen, die mit jener ein einheitliches Sinnesorgan bilden. So finden wir also hier bei Psammobia ganz wie bei Pecten ein dreiteiliges Sinnesorgan als Analogon der sonst einfachen und unregelmäßig zwischen den indifferenten

Epithelien verteilten Pinselzelle: eine Eigentümlichkeit, auf die ich in der allgemeinen Betrachtung spezieller werde zurückkommen müssen.

Die indifferenten Zellen, zwischen welchen sich die dreiteiligen Organe finden, sind meistens kubische, selten abgestumpft konische Gebilde mit basal gelegenen Kernen und deutlich ausgesprochener wurzelförmiger Ausfaserung der Basis.

Auf der Siphon-Außenfläche ist das indifferente Epithel, wie auf den Papillen, wimperlos und nicht pigmentiert. Pinselzellen von gewöhnlichem Habitus habe ich in nur sehr geringer Menge wahrgenommen. In den Siphonrippen findet man Gebilde ganz eigentümlicher Art, welche sich als Knospen sehr komplizierter Struktur darstellen, deren Zusammensetzung ich an Zupfpräparaten aber nicht genau eruieren konnte.

Was endlich die Siphon-Innenfläche anlangt, so wird deren epithelialer Belag aus indifferenten Zellen von cylindrischer Gestalt gebildet, zwischen denen ich Sinneszellen nicht auffinden konnte. Dieselben sind, wenn überhaupt, jedenfalls nur sehr spärlich vorhanden.

Das Studium von Schnittpräparaten liefert folgende Resultate.

Die Epithelzellen der Innenfläche der Siphonen — Anal- und Atemsiphon verhalten sich vollkommen übereinstimmend — haben sich infolge der Konservierung in zahlreiche Falten gelegt, die auf Längs- und Querschnitten als kleine, eng aneinander liegende, gleich hohe Zotten imponieren. Die Zellen sind ungefähr  $12,6\ \mu$  hoch,  $3,6\ \mu$  breit und haben einen schmalen cuticularen Saum. Ihre Kerne sind längsoval von etwa  $7,2\ \mu$  größtem Durchmesser und liegen in der Basis der Zellen. Auch im Schnitte konnten, wie im frischen bzw. im Macerationspräparate, Sinneszellen nicht wahrgenommen werden. Dicht an der Basis der Zotten entlang ziehend findet sich eine im Längsschnitte durch die Siphonen längsgetroffene Muskellage, welche in die Zotten hinein in reichlicher Menge Muskelfibrillen abgibt. Medialwärts dieser Schicht, durch einen schmalen Zwischenraum von ihr getrennt, findet sich eine bedeutend stärkere Längsmuskellage. In der Zwischenschicht nun, oder vielmehr in den großen runden Lücken, welche das die Zwischenschicht bildende lockere Gewebe besitzt, liegen zahlreiche Zellen, die ein zartes Plasma und kleine intensiv gefärbte Kerne zeigen. Dieselben sind Blutkörperchen, die Lücken sind Blutlakunen.

Amorphe giftige Sekretmassen kommen auf der Siphon-Innenfläche nicht vor; es finden sich nur Mucindrüsen, die aber so spärlich und klein sind und so verstreut stehen, daß man sie leicht, trotz ihrer charakteristischen Färbung, besonders bei Verwendung zu schwacher Linsen, übersehen kann. In manchen Schnitten fehlen sie ganz, in anderen sind etwa vier Drüsen vorhanden, die höchste Zahl, die ich auf einem Querschnitte für die ganze Innenfläche gefunden, war zwölf Drüsen.

Die Papillen gleichen in allen Einzelheiten der Innenfläche. Die dreiteiligen Sinnesorgane sind als solche auf Schnitten, offenbar infolge der bei der Härtung eingetretenen Schrumpfung, nicht zu erkennen. Auch hier finden sich keine Giftmassen, außerdem aber fehlen die Mucindrüsen.

Auf der Siphon-Außenfläche hat sich, ganz wie innen, das Epithel in ziemlich hohe Zotten gelegt. Die indifferenten Zellen gleichen denen der Innenfläche vollkommen. Im Gegensatze zu innen kommen hier an der Außenfläche in sehr großer Menge Mucindrüsen vor. Die Drüsenkörper liegen in ziemlich beträchtlicher Entfernung vom Epithel der Außenfläche und sind so geordnet, daß sie alle in einer ganz bestimmten Gegend zu treffen sind, von welcher epithelwärts nur die schmalen, strangartigen Ausführungsgänge sich finden. In dieser die Ausführungsgänge enthaltenden Gegend sind zahlreiche auf Längsschnitten quergetroffene Bündel von Muskelfasern vorhanden; die Drüsenregion selber wird von einigen, übrigens nicht konstanten, Bündeln von Längsmuskeln durchzogen und durch dieselben in eine laterale größere und eine mediale kleinere Partie geteilt. Die Entfernung der Drüsenkörper von der Basis der Epithelzellen beträgt etwa 100—148  $\mu$ ; das geringere Maß ist von der Bucht, das größere von der Höhe der Zotten gewonnen. Die Breite der Drüsenregion, also ihre Ausdehnung medianwärts, mißt 36  $\mu$ . Die Drüsen sind einzellige Gebilde, die in ihrem Plasma eine Zusammensetzung aus zwei Substanzen deutlich erkennen lassen, nämlich aus einer Substanz, welche von netzförmig ineinander geflochtenen Strängen gebildet wird, und aus einer zweiten, die in den Maschen des Netzes gelegen ist. Die erstere färbt sich z. B. in Bismarckbraun tiefdunkel-, fast schwarzbraun, die letztere in dem gleichen Farbstoffe hellbraun. Je dichter das Netzwerk der ersteren ist, um so intensiver und dunkler, je schwächer es ausgebildet ist, um so heller ist die Färbung der ganzen Drüse. Die gleiche Zusammensetzung und somit auch die gleiche Färbung wie die Drüsenkörper bieten

die schmalen langen Ausführungsgänge dar, die in interepithelialen Lücken münden. Becherzellen sind nicht vorhanden.

Über die an der Siphon-Außenfläche sich findenden Rippen ist an Längs- und Querschnitten folgendes zu eruieren.

Die Knospen, welche man, wie die Untersuchung frischer Objekte gelehrt hatte, in den Rippen antrifft, oder vielmehr von welchen die Rippen gebildet werden (Fig. 36 so), ragen über das Epithel nicht unbedeutend hervor und sind in zwei Längsreihen so geordnet, daß die Knospen der einen Reihe mit denen der anderen alternieren und beide ihre freien Seiten voneinander abkehren, also nach verschiedenen Richtungen sehen. Ihre Form gleicht denjenigen Gebilden, welche man an der menschlichen Haut als „molluscum pendulum“ bezeichnet. Sie sitzen auf Stielen auf, welche schmal sind und in der Bindesubstanz der Siphonen wurzeln, und gehen dann jenseits des Niveau der gewöhnlichen Epithelzellen in eine pilzhutähnliche Verbreiterung über (Fig. 37 so). Meistens ist der freie Kontur dieser Verbreiterung eine schön geschwungene bogenförmige Linie, vielfach aber auch ist die freie Fläche in zwei Spitzen oder Lappen ausgezogen. Die Knospen oder Wärzchen sind an allen sechs bzw. acht Rippen eines jeden Siphon in vollkommener Übereinstimmung sowohl hinsichtlich des feineren Baues wie der Größe. Was die letztere anlangt, so beträgt die ganze Länge einer Knospe im Mittel  $88\ \mu$ , wobei als ihre Basis die Basis der Zottenbucht zu rechnen ist;  $36\ \mu$  von diesem Maße entfallen auf den Knospenstiel, die übrige Länge kommt auf die pilzhutförmige Verbreiterung. Das Maß des Stieles entspricht etwa dem der Höhe der Zotten, so daß die Verbreiterung also das Niveau der letzteren überragt. Die Breite des Stieles ist etwa  $44\ \mu$ , die der pilzhutähnlichen Verbreiterung in ihrem größten Durchmesser etwa  $72\ \mu$ .

Das Epithel, welches Stiel wie Pilzhut bekleidet, enthält indifferente Zellen, welche sich in nichts von denjenigen Zellen unterscheiden, die sich in den übrigen Partien der Siphon-Außenfläche finden. Zwischen denselben und zwar ausschließlich in der Verbreiterung sieht man Zellen liegen, die ganz wesentlich von ihnen differieren. (Es bedarf zur Erkennung dieser Einzelheiten selbstverständlich der stärksten Linsensysteme.) Sie sind schmal, sehr blaß gefärbt und besitzen Kerne, die, von stäbchenförmigem Aussehen, tiefer in der Substanz der Knospe stecken, als die der übrigen Zellen (Fig. 37 so). Da wo die Zellen liegen, findet man auch stets auf ihren freien Enden Körnchenbrei in größerer Menge

liegen (Fig. 37), den wir seit EISIG's (13) bekannten Untersuchungen als Rest zerstörter Sinnesborsten betrachten dürfen. An diese Kerne oder richtiger an die Basen der zu ihnen gehörigen Zellen treten feine Fibrillen heran, die als Nervenendfibrillen aufzufassen sind. Dieselben gehen nämlich in Zellen vielstrahliger Gestalt über (Fig. 37 *gs*), die medianwärts mit Fasern zusammenhängen, welche aus den Siphonervenstämmen sich abgezweigt haben (Fig. 37 *n*). Jene Fibrillen sind also Nervenfasern, während die Zellen als Ganglienzellen zu betrachten sind, die in nicht unbedeutlicher Zahl in die vom Siphonerven stammenden Fasern interpoliert sind. Die die Rippenknospen versorgenden Nervenäste gehen vom Hauptstamm radiär durch die Siphosubstanz und sind begleitet von Muskelbündeln, welche in die Knospen einstrahlen und sich dicht unter dem Epithel in dem Filze des subepithelialen Gewebes verlieren. Dieser Nerv-Muskelzug ist kenntlich durch eine ziemlich beträchtliche Masse von ovalen Kernen, die in ihm liegen und deren Längsachsen dem Zuge parallel gerichtet sind (Fig. 37). Die Unterscheidung von Nerv und Muskel geschieht am besten in Indigcarmin-Boraxcarminpräparaten, in denen die Muskeln tiefblau, die Nerven rötlich gefärbt sind.

Da, wo die Rippen vorkommen, fehlen die weiter oben erwähnten Mucindrüsen. Diese an Nerven, Ganglienzellen und Sinneszellen reichen retractilen Knospen stellen also ganz eigentümliche, komplizierte Sinnesorgane dar. Die Gesamtheit der in zwei dicht bei einander stehenden Längsreihen angeordneten Knospen bildet eine Rippe (Fig. 36 *so*); jede Rippe repräsentiert demnach eine Summe von ganz gleich gebauten Sinnesorganen. Die Rippen sind wohl als Analoga der von den verschiedenen Tierklassen und Tiertypen her bekannten Seitenlinien zu betrachten und es hätte darnach *Psammobia* 12 oder 16 Seitenlinien, 6 bez. 8 in jedem Siphon. Während die Funktionen der dreiteiligen Sinnesorgane in den Papillen ganz wie bei den Pectiniden die sein wird, die Wahrnehmung direkter tactiler Reize zu ermöglichen, werden die Seitenlinien in den Siphonen dazu dienen, auch die leisesten Bewegungen im Wasser dem Tiere zur Kenntnis zu bringen. Jene Organe reagieren nur auf grobe, unmittelbare Insulte, diese auf geringe Reize, die schon aus der Entfernung sich geltend machen können. *Psammobia vespertina* besitzt also in diesen Seitenlinien eine außerordentlich empfindliche Einrichtung, welche das Tier befähigt, durch Retraction seiner Siphonen sich gegen noch entfernte Angriffe zu schützen. Und dieser Schutz ist



für die Muschel eine Existenznotwendigkeit, da sie zur Unschädlichmachung von lebenden oder toten Gegenständen, welche in ihre Siphonen eindringen könnten, keinerlei Verteidigungsapparate besitzt. Giftmassen fehlen bekanntlich gänzlich und die auf der Innenfläche sich findenden Mucindrüsen sind so außerordentlich spärlich, daß ihr Sekret als Verteidigungsmittel gar nicht in Betracht kommen kann. Die Mucindrüsen auf der Siphon-Außenfläche sind eine Schutz Einrichtung, aber offenbar nur dazu da, mit einer Schleimschicht die aus Schlamm und Sand von dem darin vergrabenen Tiere herausgestreckten Siphonen zu umgeben und so, wie bei den Veneriden, eine Verletzung derselben durch scharfe Sandpartikel bei ihren Bewegungen zu verhüten.

Es erübrigt noch die Beschreibung der Innervationsverhältnisse und der Muskelverteilung.

An Querschnitten durch die Siphonen erkennt man, daß in deren Längsachse immer soviel Nervenstämme verlaufen, als Rippen vorhanden sind, also in den meisten Fällen sechs (Fig. 36 n) und zwar finden sich die Nerven genau gegenüber den Rippen. Eine von einer Rippe auf die Achse der Siphonen gezogen gedachte senkrechte Linie trifft stets die Mitte des zugehörigen Nervenstammes. Die Nerven sind dem Epithel der Innenfläche genähert, von demselben durch zwei Muskellagen, eine Constrictor- und eine Retractorlage, getrennt (Fig. 36); sie liegen nach außen von der letztgenannten Muskellage zwischen ihr und der Hauptmasse des Retractor und sind in ein spongiöses Bindegewebe eingebettet. Von den Nervenstämmen gehen im Siphon in der bereits besprochenen Art radiär Äste zu den Knospenorganen der Seitenlinien. In den Papillen verläuft je ein zarter Nerv in deren Längsachse, zerfasert sich hier und tritt zu den dreiteiligen Sinnesorganen. Die letzten Enden dieser Nerven sind im Schnitte nicht zu erkennen.

Die Muskeln der Siphonen, deren Verteilung am besten an Querschnitten zu studieren ist, erscheinen als Retractoren, Constrictoren und Compressoren, Bezeichnungen, welche bei Beschreibung der Siphonmuskulatur von *Cytherea chione* in ihrer Bedeutung erläutert worden sind. Zu innerst, dicht unter dem Epithel der Innenfläche, ist eine Constrictorschicht von geringer Entwicklung vorhanden, welcher nach außen zu einige in zerstreuten Fibrillen auftretende Retractorfasern anliegen. Auf letztere folgt nach außen hin, durch eine schwache Schicht der gewöhnlichen spongiösen Bindesubstanz getrennt, der innere Retractor, der die

innere Begrenzung der Nerven bildet. Durch wenig Bindegewebe getrennt, das nur da, wo die Nerven liegen, etwas massiger vorhanden ist, folgt dann nach außen vom inneren Retractor der zweite Constrictor, eine Muskelschicht, die fast doppelt so stark ist, wie die innerste gleich verlaufende. Wiederum kommt jetzt eine Bindegewebslage und nach außen von ihr der äußere Retractor, der eine sehr mächtige Muskelmasse bildet. Demselben liegt außen dicht an ein drittes Constrictorbündel. Dann folgen spärliche Retractorfibrillen und endlich dicht unter dem äußeren Epithel eine ganz schmale Constrictorlage. Während die Fasern der Retractoren und Constrictoren selbständig sind, d. h. nicht ineinander übergehen, ist der Compressor kein selbständiger Faserzug, sondern entsteht teils aus dem Retractor, teils aus dem Constrictor. Er bildet nirgend eine kompakte Masse, sondern besteht aus einzelnen, nicht zu starken Faserbündeln, die durch Zwischenräume getrennt sind, welche den Durchmesser der Compressorbündel um ein Vielfaches übertreffen. Trotz dieser Isolierung der einzelnen Faserbündel bilden diese dennoch in ihrer Gesamtheit eine physiologische Einheit. Durch seine Verlaufsrichtung von Epithel zu Epithel zerteilt der Compressor namentlich die Massen des äußeren Retractor in oblonge Abschnitte und bedingt so, wenn man das Präparat mit schwachen Linsen betrachtet, ein kariertes Aussehen des Querschnittsbildes.

Die übrigen untersuchten Tellinaceen, *Tellina nitida* und *planata* und *Donax trunculus* besitzen in ihren Siphonen, wie in der allgemeinen Beschreibung schon hervorgehoben, keine Seitenlinien; es fehlen daher hier auch die knospenförmigen Sinnesorgane. Aber auch die taktil empfindlichen Elemente dieser Arten unterscheiden sich von denen von *Psammobia*. Hier giebt es keine dreiteiligen Sinnesorgane, sondern nur gewöhnliche typische FLEMING'sche Pinselzellen, die verstreut zwischen den allenthalben wimperlosen indifferenten stehen (Wimperung ist erst auf der Innenfläche des eigentlichen Mantels vorhanden), sehr schmal sind, in den Siphopapillen sehr reichlich, spärlich in den Mantelrandpapillen und der Siphon-Außenfläche sich finden und auf der Siphon-Innenfläche ganz zu fehlen scheinen. Sie sind frisch bei *Donax* durch kurze Dornen kenntlich, welche den cuticularen Saum des epithelialen Belages überragen, während bei *Tellina* ihre Existenz durch lange, etwa  $7,2 \mu$  messende, zu vier bis sechs nebeneinander stehende und gut sichtbare bewegungslose Haare

sich kundgibt. Bemerkt zu werden verdient noch, daß die Siphonpapillen von *Donax* verzweigt sind und zwar zeigt meistens die ganze Papille ein vielfach verästigtes Aussehen, selten nur ist bloß die Spitze geteilt.

Die Untersuchung von Schnittpräparaten ergibt folgendes. Der epitheliale Belag der Siphonpapillen von *Tellina nitida* besteht aus cylindrisch gestalteten Zellen, welche einen breiten, wimperlosen cuticularen Saum besitzen und basal gelegene kreisrunde Kerne haben. Die Zellen sind  $9,0\ \mu$  hoch, ihr Saum mißt  $1,8\ \mu$ , ihre Breite, welcher der Durchmesser der Kerne entspricht, beträgt  $3,6\ \mu$ . Die Pinselzellen sind im Schnitte nicht mehr zwischen den indifferenten zu erkennen. In den Papillen kommen weder Mucindrüsen, noch giftige Sekretmassen, noch auch Becherzellen vor.

Auf der Innenfläche der Siphonen (Anal- und Branchialsiphon verhalten sich ganz gleich) kommen zweierlei Formen von indifferenten Zellen vor. Die einen sind kubische Gebilde von  $7,2\ \mu$  Höhen- und Breitendurchmesser mit basal gelegenen kreisrunden Kernen von  $3,6\ \mu$  Durchmesser. Die anderen indifferenten Zellen haben eine Höhe von  $10,8\ \mu$ , eine Breite von  $5,4\ \mu$  und kreisrunde Kerne von  $3,6\ \mu$  Durchmesser, die basal gelegen sind. Die Differenz dieser Zellen ist nicht bedingt durch eine Zottenbildung des Epithels, infolge deren die niedrigen in der Bucht, die langen auf der Höhe der Zotten zu finden wären. Die Innenfläche der Siphonen ist vielmehr glatt geblieben und jene differenten Maße zeigen das Vorhandensein zweier verschiedener Zellformen an. Bei beiden Formen ist der cuticulare Saum nur schwach ausgebildet. Pinselzellen sind im Schnitte wie auch im frischen Präparate nicht zu erkennen.

Auf der Innenfläche münden, wie man deutlich an Querschnitten erkennen kann, Drüsen, deren tinktoriales Verhalten sie als Mucindrüsen charakterisiert. Sie sind einzellige Gebilde, nicht zu zahlreich, aber immer noch bedeutend reichlicher als bei *Psammobia* vorhanden und münden in interepithelialen Lücken.

Das Epithel der Siphon-Außenfläche ist von dem der Innenfläche abweichend. Die Zellen sind  $16,2\ \mu$  hoch,  $5,4\ \mu$  breit und haben einen cuticularen Saum, dessen Maß  $1,8\ \mu$  beträgt. Ihre Kerne sind basal gelegen und kreisrund oder oval. Bei letzteren mißt der längste Durchmesser  $7,2\ \mu$ , die Breite beträgt  $3,6\ \mu$ ; bei ersteren entspricht der Durchmesser dem Breitenmaß der Zelle. Die Pinselzellen sind, wie in den Papillen, im Schnitte

als solche nicht mehr zu erkennen. Auch auf der Außenfläche kommen Mucindrüsen vor, nur sind sie hier bedeutend reichlicher vorhanden als innen.

In völliger Übereinstimmung mit *Tellina nitida* zeigen sich die histiologischen Einzelheiten der Siphonen bei *Tellina planata*.

Bei *Donax trunculus* findet sich eine Abweichung nur hinsichtlich der sekretorischen Apparate. Dieselben, die als Mucin bereitende sich darstellen, sind in den Siphonpapillen sehr stark entwickelt und imponieren hier als amorphe Massen, welche in den Lücken zwischen den Epithelzellen sowohl der Innen- wie der Außenwand münden (Fig. 38 *md*). Auf der Siphon-Innenfläche sind sowohl einzellige Mucindrüsen als auch amorphe Mucinmassen promiscue vorhanden, indessen nicht in der reichlichen Entwicklung wie in den Papillen. An der Außenfläche der Siphonen dagegen fehlen Drüsen vollständig.

Ich komme zur Schilderung des Mantelrandes, welcher bei beiden Tellinae und bei *Donax* vollkommen übereinstimmende Verhältnisse zeigt.

Zunächst fallen durch ihre über das Niveau des Randes hervorragende Höhe die Papillen auf, welche man schon bei makroskopischer Betrachtung erkennen kann. Eine solche Papille hat im konservierten Objekte eine ungefähre Längenausdehnung von 0,33 mm und eine basale Breite von circa 0,15 mm; ihre Gestalt ist kegelförmig. Nach außen von denselben finden sich drei im Schnitte konisch aussehende Randfalten, die kaum halb so hoch sind, wie die Papillen. Nach innen von letzteren trifft man eine Falte, deren Längsachse lotrecht auf der der Papillen steht; sie ist also dem Branchialraum zugekehrt. Über das Epithel ist nicht viel auszusagen. Es besteht im allgemeinen aus 16,2  $\mu$  hohen, 7,2  $\mu$  breiten Cylinderzellen — nur in der letzterwähnten Falte sind die Zellen niedriger — mit schmalem, wimperfreiem cuticularem Saume und basal gelegenen ovalen Kernen. Zwischen diesen indifferenten Zellen trifft man in den Papillen des Randes ab und zu ganz schmale Zellen, deren stäbchenförmige Kerne in die Substanz der Papillen hineinreichen, also noch medialwärts von der basalen Grenze der indifferenten Zellen zu treffen sind. Das sind die Pinselzellen der Papillen und dies hier der einzige Ort, wo sie, wenigstens in meinen Präparaten von den Siphonen und dem Rande, in Schnitten erkennbar sind.

Im Rande kommen an sekretorischen Elementen nur Mucindrüsen vor. Sie finden sich ausschließlich proximalwärts

der quer in den Branchialraum hineinsehenden Falte, können somit schon als zum Mantel selber gehörig betrachtet werden. In den Papillen und in den Falten fehlen Drüsen sowie amorphe Massen vollständig.

An Nerven, deren Verteilung in den Siphonen am deutlichsten an Querschnitten erkannt wird, sind sowohl im Anal- wie im Branchialsipho sechs Stämme vorhanden, deren Lagerung in der Substanz bei den hier behandelten drei Arten ganz die gleiche ist, wie bei *Psammobia*. Infolge des Fehlens der Seitenlinien kommen natürlich auch jene radiär durch die Siphonen gehenden Äste nicht vor. In den Siphopapillen verlaufen die von den Hauptnerven stammenden Zweige, die zahlreiche multipolare Ganglienzellen enthalten, in der Längsachse, der Innenfläche etwas genähert. Sie gehen nicht bis in die Spitze hinein, sondern enden etwa an der Grenze zwischen dem distalen dritten und vierten Viertel der Papillen. In der Spitze finden sich nur Fibrillen, die zerstreut liegen und deren letzte Endigung nicht zu eruieren ist.

Bezüglich der Muskulatur der Siphonen sei auf das bei *Psammobia* Gesagte verwiesen, da diese Verhältnisse bei allen Tellinaceen die gleichen sind.

## IX. Myacea.

(Fig. 39—53.)

Untersucht wurden aus der Familie der Solenidae: *Solecurtus strigillatus* L., *Solen ensis* L., *Solen legumen* L., *Solen siliqua* L. und *Solen vagina* L.; aus der Familie der Anatinidae *Lyonsia arenosa*; aus der Familie der Mactridae *Mactra stultorum* L. und *Mactra helvacea* CHEMN.; aus der Familie der Myidae endlich *Mya arenaria* L. Die letztere Muschel stammte aus der Kieler Bucht, die übrigen Arten sammelte ich in Neapel.

### A. Allgemeines.

Der Mantelrand von *Solecurtus strigillatus* L., welcher sich vom Mantel durch eine kammartige Falte deutlich absetzt, liegt an seiner Basis der Schaleninnenfläche dicht an und ist hier sehr dick. Der Medianlinie zu entfernt er sich von der Schale,

verschwächtigt sich allmählich und endet mit scharfem Kontur. In der oralen Hälfte überdeckt er den sehr mächtig entwickelten Fuß. In der aboralen Hälfte, genau von der Mitte der Schalen ab, findet sich eine Verdickung, die mit der der gegenüberliegenden Seite verwächst, so eine Decke für die hier liegenden Kiemen bildend. Kurz vor dem hinteren Ende der Schalen schlägt sich diese Decke nach unten und vorn um und geht in eine weite Röhre über, welche die Kiemenenden enthält. Am distalen Ende der Röhre entspringen die vollständig voneinander getrennten Siphonen, von welchen der ventrale länger und breiter ist und ein viel größeres Lumen besitzt, als der dorsale. Sie heben sich turmartig von ihrer Ursprungsstätte ab. Die Farbe aller freiliegenden Körpergegenden ist ein schönes Rotbraun. In den Siphonen finden sich Streifen, welche in deren Längsachse verlaufen und völlig pigmentfrei sind; dieselben treten daher als weiße Linien, namentlich wenn das Tier die Siphonen weit ausgestreckt hat, sehr scharf hervor. Man kann Haupt- und Nebestreifen unterscheiden. Die Hauptstreifen, die ziemlich breit sind, enden jeder in eine kurze kegelförmige Papille, die auf dem freien Ende der Siphonen steht; diese Papillen kontrahieren sich bei der Konservierung bis zur Unkenntlichkeit, selbst dann, wenn die Siphonen ziemlich ausgestreckt bleiben. Die Nebestreifen, doppelt so zahlreich und viel schmaler als die Hauptstreifen, gehen nie in eine Papille über. Der Atemsipho hat sechs Hauptstreifen und demgemäß ebensoviele Papillen; der Kloakensipho hat die doppelte Zahl von Hauptstreifen und Papillen.

Es seien hier noch einige an den lebenden Exemplaren von *Solecurtus* zu beobachtende physiologische Erscheinungen erwähnt.

Berührt man vorsichtig mit einer Nadelspitze die Enden der Siphonen entfernt von der Stelle, wo die kurzen kegelförmigen Papillen sich finden, oder streicht man sanft mit der Nadel die gefärbten Partien der Siphonoberfläche entlang, oder endlich berührt man die Innenfläche der weit geöffneten Siphonen: in allen Fällen erhält man nur eine ganz minimale Reaktion. Erst dann wird dieselbe stärker, wenn auch der ausgeübte Reiz ein größerer wird, und zwar muß er so sehr verstärkt werden, daß er geradezu eine Verletzung hervorruft, um eine Retraktion der Siphonen auszulösen. Sehr viel leichter dagegen ist ein Erfolg zu erzielen, wenn man die farbfreien Hauptstreifen, welche in Papillen übergehen, reizt; hier werden unmittelbar auf den Insult die Siphonen



eingezogen; Reizung von den Nebestreifen aus bleibt jedoch ergebnislos. Bei dieser Retraktion, die zugleich mit einer Verengerung des Lumen verbunden ist, bilden sich an den Siphonen ringförmige Einschnürungen, so daß dieselben wie aus kleinen übereinander gestellten Damensteinen zusammengesetzt erscheinen. Je intensiver der Reiz, um so schneller tritt die Kontraktion ein und um so tiefer werden die ringförmigen Einschnürungen, die in excessiven Fällen bis zur völligen Lostrennung eines oder einer mehr oder minder großen Zahl eingeschnürter Partien der Siphonen gehen können. Es tritt hier also eine Art Selbstverstümmelung des Tieres ein. Hat man das Tier in alkoholisiertem Seewasser langsam absterben lassen und bringt dasselbe dann in ein fixierendes Reagens, so bilden sich gleichfalls zahlreiche ringförmige Einschnürungen; bringt man das lebende Tier in ein Reagens, so wirft es die Siphonen unter Bildung von zahlreichen damensteinartigen Fragmenten vollständig ab. Bei der Konservierung sowohl des betäubten wie des frischen Tieres tritt noch die eigentümliche Erscheinung auf, daß namentlich die distalsten ringförmigen Abschnitte der Siphonen oft wie ödematös anschwellen, während die proximalen gleichzeitig bis zur Unkenntlichkeit schrumpfen. Es ist daher nach meinen Erfahrungen unmöglich, die Siphonen dieser Art in einer für histiologische Untersuchungen, namentlich für Längsschnitte, völlig geeigneten Weise zu konservieren.

Die vorsichtige Berührung der Siphonen also blieb fast ohne Erfolg. Ganz anders aber werden die Erscheinungen, wenn man die die Kiemenenden bedeckende Partie prüft. Hier genügt schon eine leise Berührung mit der Nadelspitze, um eine ziemlich ausgiebige Runzelung der Oberfläche hervorzurufen, und stärkerer Insult hat eine intensive Kontraktion der ganzen Gegend zur Folge.

Auch am Mantelrande sind die Empfindlichkeitsverhältnisse sehr interessant. Berührt man sehr vorsichtig dessen innersten scharfen Rand am gut ausgestreckten Tiere, so erfolgt eine starke und ausgedehnte Kontraktion. Geht man schalenwärts vor, so wird die Reaktion immer träger, bis sie von der Stelle ab, wo die Epicuticula entspringt, ganz ausbleibt.

Sehr beachtenswert ist die Art und Weise, wie *Solecurtus* seinen mächtigen Fuß gebraucht. Entweder benutzt das Tier ihn dazu, sich in den Sand einzugraben; dabei macht es mit demselben zuerst pendelartige Bewegungen, wodurch der Sand beiseite

geschafft wird, und steckt ihn dann in die so gemachte Grube tief hinein, dadurch den ganzen Körper senkend. Oder es bewegt ihn nach Art eines Fischeschwanzes ein paarmal hin und her und schießt dann, ihn plötzlich in die Höhe werfend, in weitem Satze durch das Wasser. Bei allen diesen Bewegungen, den grabenden wie den zum Sprunge vorbereitenden, liegt das Tier stets auf dem Rücken, die Ventralseite also nach oben kehrend.

Der Mantel von *Solen vagina* ist ventralwärts in seiner ganzen Ausdehnung vollständig verwachsen. Am vordersten Ende findet sich eine ovale Öffnung, durch die der keilförmige Fuß hindurchgestreckt werden kann. Hier an dieser Stelle ist jederseits eine velumartige, nach innen gerichtete Duplikatur des Mantels vorhanden, die, wenn der Fuß ganz in die Schalen eingezogen ist, sich mit der der Gegenseite berührt und so den Branchialraum abschließt. Ist der Fuß hervorgestreckt, so liegen diese Verlängerungen ihm kappenartig an. Die velumartige Verlängerung endet mit scharfem Rande und ist ohne Papillen. Dagegen finden sich an der Stelle, wo am Rücken sich beide Verlängerungen vereinigen, zwei lange peitschenschnurartig gewundene Tentakel. Die ganze ventrale Fläche ist mit einer sehr dicken Epicuticula überzogen, die eine braune, durchsichtige, wachsartig glänzende Haut darstellt. Die Siphonen, welche bis auf ihre freien Enden in ihrer ganzen Länge miteinander verwachsen sind, tragen eine geringe Anzahl verschieden großer Papillen. Sie können, und darin unterscheidet sich diese Art von den noch zu erwähnenden *S. siliqua* und *ensis*, weit vorgestreckt werden. Kontrahieren sich die Siphonen, so treten, wie bei *Solecurtus*, ringförmige Einschnürungen auf, die bei heftigen Bewegungen, wie sie auf starke Insulte folgen, bis zur völligen Abschnürung einzelner Stücke führen können. Atem- und Kloakensipho, die sich turmartig von ihrer Ursprungsstätte erheben, sind äußerlich durch eine in der Längsachse sowohl rechts wie links verlaufende Linie, welche dem Septum entspricht, voneinander abgegrenzt. In den Schnittpunkten der bei der Kontraktion auftretenden ringförmigen Einschnürungen mit den die Grenzen beider Siphonen markierenden Linien findet man kleine, helle Stellen, die von dunkelbraunen Konturen eingesäumt sind. Dieselben haben etwa dreieckige Gestalt und kehren ihre Basis der Papillenregion, ihre Spitze dem Siphonsprunge zu. Dadurch daß diese Flecken in einer Reihe hintereinander liegen, entsteht eine Art unterbrochenen Liniensystems, das aber mit dem von

Solecurtus beschriebenen darum nicht zu parallelisieren ist, weil diese Linien nicht zu den Papillen, denen sie an Zahl weit nachstehen, hinführen.

Der Mantelrand und die Siphonen von *Solen ensis* und *Solen siliqua*, welche beide Arten einander völlig gleichen, weichen in manchen Punkten ihrer äußeren Konfiguration nicht unbedeutend von *Solen vagina* ab. Am vordersten Ende hat der Mantelrand, hierin dem von *Solen vagina* ähnelnd, einen velum-artigen Anhang, der nach innen hängt und mit dem der Gegenseite bei eingezogenem Fuße sich berührt, so einen Verschuß bildend. Am vordersten Teile des Rückens, da, wo diese Anhänge miteinander verwachsen sind, finden sich, ebenfalls wie bei *Solen vagina*, zwei lange Tentakel. Der Mantel selber ist ventralwärts von vorn bis etwas über die Mitte hinaus offen, so daß der Fuß sich hier herausstrecken kann. Am hintersten Teile der offenen Stelle, welche dem hinteren Ende der Mundlappen entspricht, findet sich jederseits eine einzige Reihe kegelförmiger Papillen. Von dieser Papillenregion aus nach hinten sind die Mantelhälften ventralwärts verwachsen; die Verwachungsstelle macht sich als ein heller Streifen bemerklich. Der Rand geht dann über in die beiden kurzen und getrennten Siphonen, von denen der ventrale wesentlich stärkere Wandungen und ein weiteres Lumen besitzt, als der dorsale. Dieselben sind mit Papillen von Kegelgestalt besetzt, die um die Öffnungen einen mehrreihigen Kranz bilden. Zu innerst stehen sie sehr dicht und sind zart und kurz, nach außen zu nimmt ihre Zahl ab und gleichzeitig werden sie umfangreicher und länger. Die Papillen sind sowohl an ihren Basen wie an ihren Seiten bräunlich pigmentiert; die seitlichen Pigmentstreifen, in jeder Papille zwei, sind so gestellt, daß sie dem Lumen des Siphon zu- bzw. abgewendet sind. Von der Basis der zinnenartig vorspringenden Siphonen durch ein schmales Thal getrennt, findet sich eine vom Mantelrande stammende, der Schale dicht anliegende Falte, die mit einer einzigen Reihe sehr kurzer, nicht pigmentierter Papillen besetzt ist. Die Epicuticula, welche die ventrale Fläche des Randes überzieht, hat dasselbe Aussehen, wie bei *S. vagina*.

Bei *Solen legumen* sind die Siphonen bis auf die Wurzel voneinander getrennt und können sehr weit hervorgestreckt werden, so daß sich diese Art dadurch von den übrigen Soleniden deutlich unterscheidet. Sie sind an ihren Mündungen von mehreren Reihen

kegelförmiger, farbloser Papillen umkränzt. Es unterscheidet sich diese Art ferner von allen bisher betrachteten Siphoniaten, mit Ausnahme von *Cyprina*, welche zwei getrennte Siphonen haben, dadurch, daß der Analsipho viel weiter vorgestreckt werden kann, als der Branchialsipho, stimmt aber insofern mit ihnen überein, als letzterer ein weiteres Lumen besitzt als ersterer. Beide Mantelhälften sind ventralwärts in ihrer ganzen Ausdehnung miteinander verwachsen. Auf der dem Branchialraum zugekehrten Fläche der verwachsenen Partie finden sich zwei (jederseits der Medianlinie eine) schmale Falten, die hinten bis zur Siphowurzel reichen, nach vorn durch die ganze Länge des Randes sich erstrecken und an dem Schlitz für den Fuß enden. Am vordersten Ende nämlich tritt der Fuß aus dem Mantelraum heraus und hier ist eine ganz kurze Strecke weit der Mantel ventralwärts aufgeschlitzt. Der Rand ist an dem Schlitze mit sehr kurzen, kegelförmigen Papillen besetzt, die in einer Reihe angeordnet und ziemlich spärlich vorhanden sind. Die Epicuticula, welche die ventrale Fläche überzieht, hat die gleiche Beschaffenheit, wie die von *Solen siliqua* und *vagina*.

Die Siphonen von *Lyonsia arenosa* sind in ihrer ganzen Ausdehnung miteinander verwachsen und auf ihrer Außenfläche von der Epicuticula überzogen. Ihre Mündungen sind von mehreren Reihen von Papillen umsäumt. Auch die Mantelränder sind ventralwärts vollkommen von vorn bis hinten verwachsen.

Bei *Macra stultorum* und *helvacea*, die einander bis auf kleine nebensächliche Differenzen völlig gleichen, sind die Mantelhälften ventralwärts nicht verwachsen, sondern in ihrer ganzen Ausdehnung offen. Die Ränder sind mit der Epicuticula bedeckt; zieht man diese ab, so sieht man eine große Zahl kurzer, kegelförmiger Papillen in einer Reihe der Länge nach angeordnet, welche dem Mantelrande ein leicht gezähneltes Aussehen geben. Die Siphonen, an ihren Mündungen von kegelförmigen Papillen umstanden, sind vollständig miteinander verwachsen; die Epicuticula bedeckt ihre basalen Parteen.

Über *Mya arenaria* ist folgendes anzumerken. Der Mantel ist ventralwärts in der ganzen Ausdehnung verwachsen, nur am vordersten Körperende findet sich ein längsovaler Schlitz, durch welchen der Fuß hindurchtritt (cfr. auch MEYER und MÖBIUS 30).

Nach hinten ist der Mantel in zwei sehr große Siphonen ausgezogen, die in ihrer ganzen Länge miteinander verwachsen sind. Beide sind also gleich lang, der Atemsiphon aber hat ein weiteres Lumen als der Kloakensiphon. Beider Öffnungen sind von zwei Reihen kegelförmiger Papillen umstanden, von denen die der inneren Reihe kurz und dünn, die der äußeren länger und dick sind. Die Siphonen sind von einer Epicuticula überzogen, die sehr dick und von dunkelbrauner Farbe ist. Sie ist im allgemeinen weich und sehr weit, so daß sie sich bei Kontraktion der Siphonen in dicke Falten legt. Zieht man die Epicuticula von ihrer Unterlage ab, so erkennt man, daß die Siphonen in ihrer basalen Hälfte nur wenig oder gar nicht pigmentiert sind, in ihrer distalen Hälfte dagegen fast schwarz erscheinen. Die Papillen lassen bei makroskopischer Betrachtung eine Pigmentierung nicht erkennen. Schneidet man die Siphonen der Länge nach auf, so ist diejenige Partie der Innenfläche derselben, welche an die Papillarregion dicht angrenzt, sehr intensiv pigmentiert; mehr proximalwärts wird die Pigmentierung schwächer und erscheint nur noch in Form von zarten dunklen Streifen. Im basalen Viertel fehlt sie, ganz wie außen, überhaupt. Die Epicuticula der Siphonen setzt sich kontinuierlich auf die äußere Fläche des Randes fort, ist hier aber dünn und von schmutziggrauer Farbe. Der Fußschlitz ist von der Epicuticula nicht überdacht. Zieht man sie vom Rande ab, so erscheint derselbe vollkommen farblos in seiner ganzen Ausdehnung. Man findet auf ihm beiderseits der Medianlinie je eine Falte, die kammartig vorspringend bis nach vorn zieht und am Fußschlitze dicht dem inneren leicht gefranzten Rande desselben anliegt. Der Rand grenzt sich nach außen gegen den Mantel ab durch eine scharfe, weißliche Linie, welche am Fußschlitze zu einer deutlich hervorspringenden Falte anwächst. Hat man den Rand in der Medianlinie aufgeschnitten, so erscheint seine Innenfläche ganz glatt und ohne besondere Differenzierungen. Nur am Fußschlitze ist auf der Innenfläche eine Bildung zu treffen, welche dem von Cardium edule her bekannten weißlichen Fleck auf der Innenfläche der vorderen Mantelpartie ähnelt. Man sieht hier nämlich einen linsenförmigen, leicht gelblichen Fleck, dessen Oberfläche im konservierten Objekte quengerunzelt (quer zur Längsachse des Tieres) erscheint. Der Fleck, der keine wulstförmige Verdickung der Innenwand bedingt, denn er ragt gar nicht oder doch nur in ganz geringem Maße über das Niveau seiner Umgebung hervor, hat

dieselbe Ausdehnung wie der Schlitz. Sein vorderes Ende ist konvex abgerundet, sein hinteres Ende ein wenig spitz ausgezogen.

Ich wende mich nunmehr zur Beschreibung der Innervation der uns hier interessierenden Partien.

Bei *Solecurtus strigillatus* sendet das Visceralganglion von seiner vorderen Fläche nach vorn ab die beiden Konnektive, während von den vorderen Winkeln in einem nach vorn konvexen Bogen die Kiemenerven entspringen. Nach hinten, von der hinteren Fläche, dicht an der Medianlinie entspringend, entfernen sich zwei dünne Nervenästchen, die sich im Muskel und vielleicht auch (etwas Definitives habe ich nicht feststellen können) in der Afterpapille verzweigen. Von den hintern Winkeln des Ganglion entspringt jederseits ein mächtiger Nervenstamm, welcher die Fasern für die Siphonen und den Mantelrand enthält. Derselbe verläuft zunächst schräg nach hinten außen und giebt hierbei von seiner Innenfläche einen Ast ab, wel-

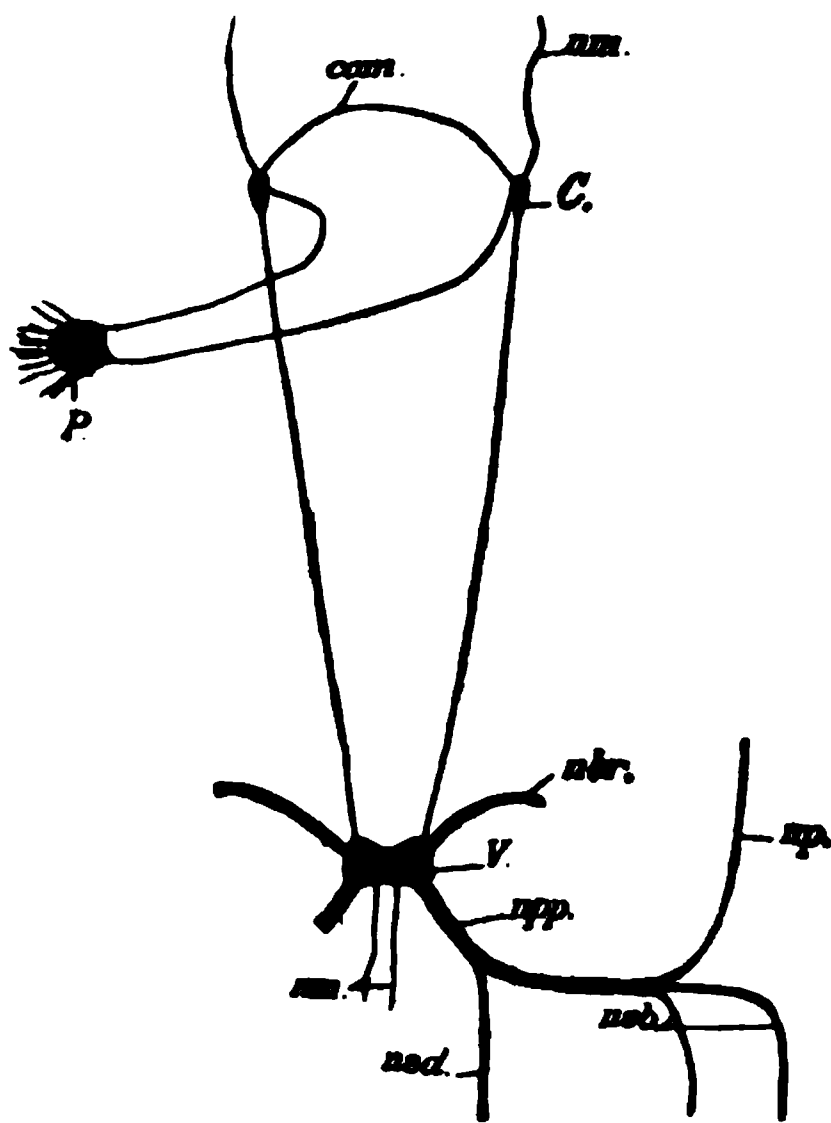


Fig. II.

Schematische Darstellung des Centralnervensystems von *Solecurtus strigillatus*.

C. Cerebral-, P. Pedal-, V. Visceralganglion; nbr. Kiemenerv; com. Commissur; nm. Muskelnerven; npp. nervus pallialis posterior; nsd. Ast für den dorsalen Siphon; nsb. Äste für den Branchialsiphon; np. Mantelnerv.

cher in den dorsalen Siphon tritt. Kurz nach Abgang dieser Nerven biegt der Hauptstamm in leichtem Bogen direkt nach außen um und zerfällt schließlich in drei Endäste, von denen der innere und mittlere sich nach hinten wenden und den Atemsiphon innervieren, während der äußere Endast in kurzem, scharfem Bogen nach vorn geht und, im Mantelrande verlaufend, diesen und den Mantel versorgt. Diese drei Äste sind ziemlich starke Nerven. Von den durch eine Commissur verbundenen Cerebralganglien gehen ab nach hinten die Konnektive und nach vorn jederseits ein sehr zarter Nerv, der jedenfalls den vorderen Schließmuskel versorgt und zum Mantel umbiegt. Bei den großen



Schwierigkeiten, welche durch die ungemeine Kontraktilität der betreffenden Partien für die Präparation vorhanden sind, habe ich über das endliche Schicksal dieser Nerven nichts feststellen können.

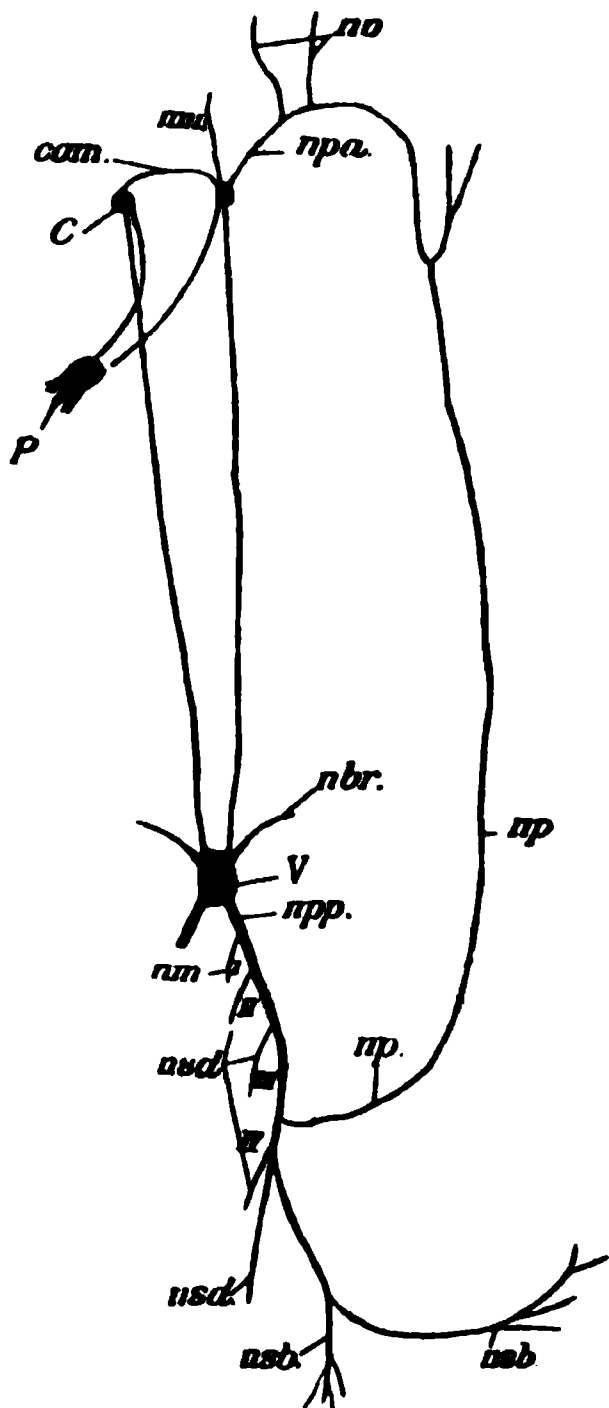


Fig. III.

Schematische Darstellung  
des Centralnervensystems  
von *Solen siliqua*.

C. Cerebral-, P. Pedal-, V. Visceralganglion; com. Commissur; nbr. Kiemennerv; npp. nervus pallialis posterior; npa. nervus pallialis anterior; nm. Maskelnerven; nsd. Dorsalsiphonerven; nsb. Branchialsiphonerven; np. Mantelnerv; nv. Velumnerven; I, II, III, IV cfr. Text.

Bei *Solen siliqua* — von den übrigen untersuchten Soleniden habe ich das Nervensystem nicht präpariert — sind die Verhältnisse folgende: Das Visceralganglion, das, wie DUVERNOY (10; XXIV Monographie) ganz richtig angiebt, im Verhältnis zur Größe des Tieres relativ klein ist, sendet von seiner vorderen Fläche nach vorn die beiden Cerebrovisceralkonnektive, nach den Seiten von den vorderen Winkeln die beiden Kiemennerven. Nach hinten gehen aus den hinteren Winkeln zwei starke Nerven, jederseits der Medianlinie einer, in schräger Richtung ab, welche die Fasern für den hinteren Schließmuskel, die Siphonen und den Mantelrand enthalten. Dicht hinter der Afterpapille entspringen von der Innenseite des Hauptstammes drei bis vier Nerven kurz nacheinander, von denen der am meisten proximal gelegene im Muskel sich verzweigt, während die übrigen zum Analsiphon ziehen und hier dessen proximale zwei Drittel innervieren. Meistens zwischen dem zweiten und dritten, seltener zwischen dem dritten und vierten dieser Nerven entspringt von

der Außenseite des Hauptstammes ein zarter Ast, welcher im Bogen nach vorn biegt und bis zu der Stelle des Mantels zu verfolgen ist, an der sich die früher beschriebenen kurzen, den Mundlappen gegenüberliegenden Papillen befinden. Er verläuft an der Grenze zwischen Mantel und Mantelrand. Kurz nach dem Abgange des letzten der vorhin erwähnten, von der Innenseite des

Hauptstammes sich abzweigenden Nerven zerfällt der Hauptstamm selber dichotomisch in zwei Endäste. Der innere derselben, welcher zugleich der schwächere ist, geht in den Analsipho hinein und versorgt dessen distales Drittel. Der äußere stärkere Endast teilt sich noch einmal in zwei Zweige, von denen der innere sich im branchialen Sipho verliert, während der äußere derselben nur zum kleineren Teil Fasern für die Papillen des Atemsipho führt, zum größeren Teile die hintersten Mantelpartieen versorgt, sich dabei nach vorn wendend. DUVERNOY (10; p. 144), von dessen Beschreibung die meinige bedeutend abweicht — die Abweichungen hier näher zu erörtern, liegt nicht im Plane der Abhandlung —, giebt an, daß derjenige der von ihm gefundenen Nerven, welcher sich im Analsipho verzweigen soll, einen kleinen, arkadenförmig gebogenen Ast zur Kommunikation mit dem Branchialsiphonerven entsendet. Weder diese Angabe noch jene andere, wonach sich der die hinterste Mantelpartie versorgende Zweig mit dem vorhin erwähnten, im Mantel verlaufenden Nerven vereinigen soll, vermag ich zu bestätigen, wie ich denn überhaupt die vielfachen Plexusbildungen, die DUVERNOY hier beschreibt und zeichnet, trotz größter Aufmerksamkeit nicht habe wiederfinden können.

Von den durch die Commissur verbundenen Cerebralganglion gehen ab nach hinten die Konnektive zum Visceralganglion und zum Pedalganglion. Nach vorn kommt aus ihnen, außer einem zarten Nerven für den vorderen Muskel, jederseits ein Nerv, der in weitem Bogen sich nach hinten umschlägt und sich mit dem vom Visceralganglion stammenden Nerven im Mantel vereinigt. Auf diesem Wege giebt der Nerv kurz vor seiner Umbiegung zwei zarte Äste ab, die zum velumartigen Anhang des Mantels sich begeben. Weiter nach hinten, jenseits der Umbiegung kommt aus dem Nerven, der an dieser Stelle eine leichte Einknickung zeigt, ein zarter Ast, der sich bald dichotomisch teilt und zu den vordersten Mantelpartieen sich biegt.

DUVERNOY beschreibt in der XIX. Monographie seines berühmten Werkes das Nervensystem von *Macra semistriata* und führt dabei aus, daß dasselbe sehr große Übereinstimmung mit dem von *Cytherea complanata* zeige. Ich kann dies für das Nervensystem von *Macra stultorum* bestätigen. Dasselbe gleicht in allen Hauptsachen in seiner Konfiguration dem der Veneriden; da es ferner in nichts von dem der *Macra semistriata* abweicht,

so kann ich hinsichtlich dieser Art einfach auf die DUVERNOYsche Auseinandersetzung hinweisen.

Anders liegt die Sache bei *Mya arenaria*. Die Ergebnisse, die ich hinsichtlich der Nervenverteilung in Mantel und Siphonen bei dieser Art durch Präparation erhielt, weichen nicht unbeträchtlich von denen ab, die DUVERNOY in der XX. Monographie von der gleichen Species schildert.

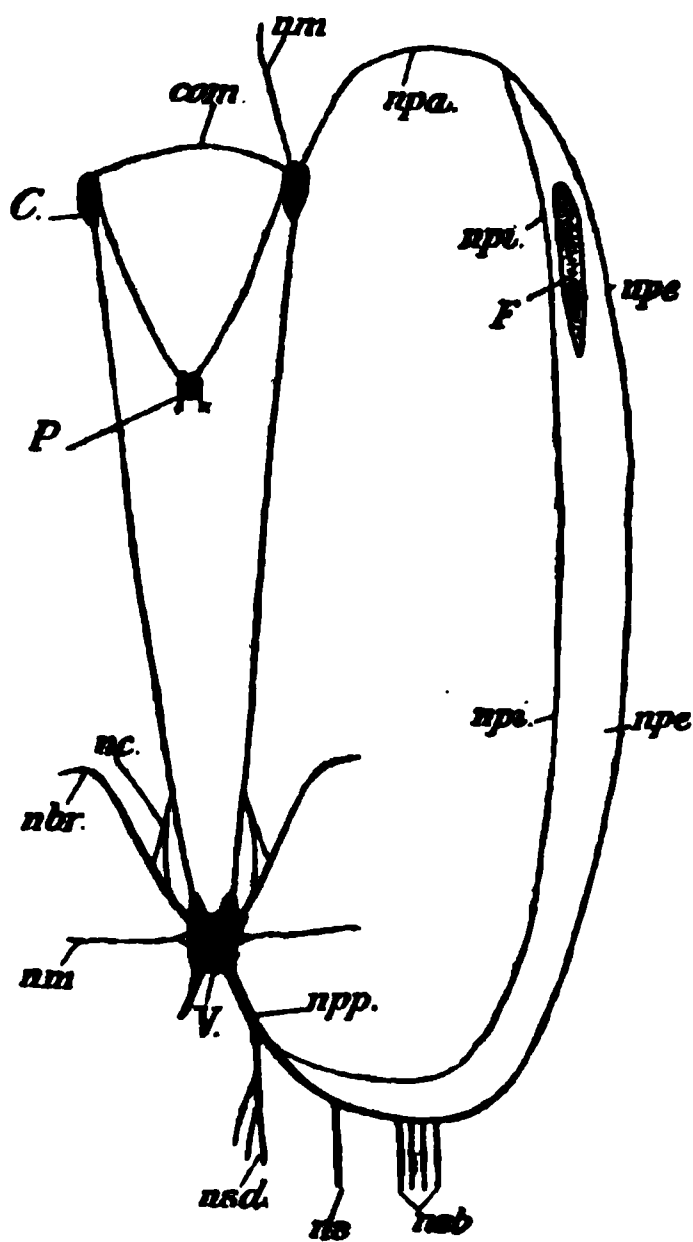


Fig. IV.

Schematische Darstellung des Centralnervensystems von *Mya arenaria*.

C. Cerebral-, P. Pedal-, V. Visceralganglion; com. Commissur; nbr. Kiemennerv; nc. nervi communicantes zum Konnektiv; nm. Muskelnerven; npp. nervus pallialis posterior; npa. nervus pallialis anterior; nsd. Analsiphonerv; ns. Septalnerv; nsb. Branchialsiphonerv; npi. innerer, npe. äußerer Mantelnerv; F. Fleck.

Das Visceralganglion ist in seiner vorderen Partie in zwei konische Fortsätze ausgezogen, welche in die beiden Cerebrovisceralkonnektive übergehen. Seitlich von denselben, mehr von der ventralen Fläche des Ganglion, kommen die Kiemennerven hervor, welche zunächst eine ziemliche Strecke weit schräg nach außen und vorn verlaufen, dadurch mit den Konnektiven einen spitzen Winkel bildend, und erst später im Bogen sich zu den Kiemen wenden. Dicht am Ursprunge der Kiemennerven gehen aus denselben nacheinander zwei feine Fasern hervor, die nach innen konvergierend sich bald vereinigen; der aus der Vereinigung entstandene Nerv geht dann in das Konnektiv über. Nach hinten von den Branchialnerven kommt jederseits ein Nerv aus der Seitenwand des Ganglion mit doppelter Wurzel hervor, der sich im Muskel verliert. Das Visceralganglion setzt sich dann nach hinten in zwei breite divergierende

Nervenstämme fort, welche Siphonen und Mantel versorgen. Dicht hinter dem hinteren Ende des Muskels entspringt von der Innenfläche eines jeden Stammes ein Nerv, der sich bald in drei Äste spaltet. Dieselben verzweigen sich im Analsipho, der somit sechs

Hauptnerven enthält. Weiter abwärts geht dann von der Innenseite des Hauptstammes ein Nerv ab, der in das Septum tritt; dieses hat also zwei Nerven. Weiter entspringen dann ebenfalls von der Innenseite des Hauptstammes dicht nebeneinander vier Nerven, welche den Branchialsipho, der also acht Hauptnerven besitzt, innervieren. Beide Siphonen und das Septum haben so nach 16 Nerven. Der schmale Rest des Stammes geht in den Mantelrand bogenförmig hinein und verläuft hier als äußerer Mantelnerv in dessen Substanz nach vorn. Zwischen dem Nerven für den dorsalen Sipho und dem für das Septum entspringt auf der Außenfläche des Hauptstammes ein zarter Ast, der zunächst parallel zum Hauptstamm, dann parallel zum äußeren als innerer Mantelnerv bogenförmig nach vorn sich biegt, an der Grenze zwischen Rand und Mantel verlaufend. Kommunikationen zwischen diesen Mantelnerven habe ich durch Präparation nicht nachweisen können.

Von den durch eine Kommissur verbundenen Cerebralganglien gehen ab nach hinten die Konnektive. Von der vorderen Fläche entspringen jederseits zwei Nerven; der innere zarte Ast ist für den vorderen Schließmuskel bestimmt, der äußere Ast geht in steilem Bogen nach hinten, tritt in den Mantel ein und teilt sich hier in zwei nach hinten verlaufende Zweige; der äußere Zweig vereinigt sich mit dem äußeren, der innere mit dem inneren der beiden aus dem Visceralganglion stammenden Nerven; jener verläuft in der Substanz des Randes, dieser in der Grenze zwischen Rand und Mantel. Zwischen den beiden Nerven ist der früher beschriebene, am Fußschlitze sich findende gelbliche Fleck gelegen.

### B. Spezielle Beschreibung.

Wie die äußere Konfiguration der Siphonen und des Mantels bei den von mir untersuchten Arten dieser Ordnung eine sehr verschiedene ist, so ist dies auch hinsichtlich des feineren Baues der Fall; es müssen daher die einzelnen Arten gesondert behandelt werden.

*Solecurtus strigillatus*. Die folgenden die Siphonen betreffenden Details sind, da aus den in der allgemeinen Beschreibung entwickelten Gründen Material, das zu Längsschnitten sich eignete, nicht zu erhalten war, ausschließlich an Querschnitten gewonnen.

Betrachtet man den Querschnitt des Atemsiphos mit sehr schwachen Linsen, so erhält man folgendes Bild (Fig. 39). Der Siphos erscheint infolge seiner außerordentlich starken Kontraktion als eine kompakte Masse, die in der Mitte eine feine Öffnung, das Lumen, enthält. Dieses Lumen ist nicht kreisrund, sondern unregelmäßig sternförmig gezackt. Man erkennt sieben Strahlen, welche sich an ihren gegen die Siphossubstanz gekehrten Spitzen meistens gabelig spalten. Diese Formation ist dadurch entstanden, daß der epitheliale Belag der Innenfläche und die zu demselben gehörige Muskulatur sich bei der Konservierung in hohe und niedrige Falten gelegt hat, derart, daß zwischen einer hohen fast immer eine niedrige, im Schnitte als Zotte erscheinende Falte sich findet (Fig. 39). Das ganze Bild erinnert lebhaft an die Querschnittsbilder, die man vom Darms kleiner Vertebraten erhält. In den Zotten liegen Drüsen, welche infolge ihrer Massenhaftigkeit und ihres später noch zu schildernden tinktorialen Verhaltens selbst bei so schwacher Vergrößerung, wie sie Zeiß a\* liefert, deutlich sichtbar sind (Fig. 39 *md*). Dabei hat es den Anschein, als ob die Drüsen nur in den hohen Zotten vorkommen, in den niedrigen aber fehlen. Die Außenfläche zeigt, im Gegensatze zur inneren, eine gleichmäßige, kreisförmige Begrenzung, eine irgendwie erhebliche Zottenbildung fehlt. Hier finden sich, ganz wie innen, zahlreiche Drüsen vor (Fig. 39 *md*).

Das Bild, das der Analsiphos im Querschnitte darbietet, weicht insofern von dem des Branchialsiphos ab, als der Umfang ein viel geringerer ist, die Zotten, welche gegen das Lumen vorspringen, dagegen sehr viel zahlreicher sind. Hinsichtlich der feineren, nur bei Anwendung starker Linsensysteme erkennbaren Details gleichen beide Siphonen einander völlig.

Das Epithel der Siphos-Außenfläche besteht aus Cylinderzellen von  $10,8 \mu$  Höhe, die einen hellen cuticularen Saum von  $3,6 \mu$  besitzen. Wimpern kommen auf demselben nicht vor; Körnchenbrei als Andeutung zerstörter Sinnesborsten ist nur spurweise auf dem Saume zu finden. Die indifferenten Epithelzellen, deren basale wurzelförmige Ausfaserung, die man sonst nur in Macerationspräparaten zu sehen bekommt, auch im Schnitte sehr deutlich erkennbar ist, sind  $3,6 \mu$  breit. Ihre Kerne sind basal gelegen und kreisrund oder oval; der Längsdurchmesser der letzteren beträgt  $15,4 \mu$ , der Breitendurchmesser entspricht dem der Zellen. Die Epithelzellen sind hier, wie auch in den übrigen noch zu beschreibenden Partien pigmentfrei. Die schöne rotbraune Färbung

der frei liegenden Körperteile des lebenden Tieres ist im konservierten Objekte nicht mehr zu sehen, der Farbstoff ist durch den zur Aufbewahrung verwendeten Alkohol völlig ausgezogen worden. Zwischen den indifferenten findet man sehr spärlich ganz schmale Zellen liegen, deren stäbchenförmige, intensiv gefärbte Kerne tiefer in die Substanz des Siphos sich hinein erstrecken, als die basale Ausfaserung der anderen Zellen reicht. Zuweilen kann man einen feinen Faden an die Basen dieser schmalen Zellen herantreten sehen. Es sind dies offenbar die Pinselzellen der Siphos-Außenfläche.

Die makroskopische Betrachtung hatte gelehrt, daß an der Außenwand der Siphonen helle Streifen vorhanden sind. Diesen Streifen entsprechen im mikroskopischen Schnitte ganz bestimmte Bildungen (Fig. 40 so). An zahlreichen Stellen senkt sich das Epithel tief ein, ungefähr  $108\ \mu$ , und es erheben sich hier vom Grunde papillenähnliche Gebilde, welche niemals über das Niveau des Epithels der Außenfläche hervorragen, sondern stets tief in der Bucht bleiben (Fig. 40). Dieselben sind an der Basis etwa  $40\ \mu$ , an ihrer breitesten Stelle circa  $66\ \mu$  breit. Ihr epithelialer Belag besteht an den Seitenflächen aus gewöhnlichen indifferenten, an der freien Fläche ausschließlich aus Pinselzellen (Fig. 40 sz), welche durch ihr vorhin beschriebenes Aussehen und durch reichlichen, auf ihrem freien Saume lagernden Körnchenbrei sich scharf von den indifferenten unterscheiden (Fig. 40 h). Man sieht ganz deutlich zu allen diesen papillenähnlichen Bildungen Muskeln und Nervenfasern radiär durch die Siphosubstanz ziehen (Fig. 40 n). In der Nähe der Basen der Pinselzellen finden sich im subepithelialen Gewebe zahlreiche vielstrahlige Zellen mit großen, bläschenförmigen Kernen. Dieselben sind Ganglienzellen (Fig. 40 gs), wie daraus hervorgeht, daß die Nervenfasern erst durch ihre Vermittelung in die Sinneszellen eintreten. Es dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Art und Weise, wie sich die am lebenden Tiere zu beobachtenden hellen Streifen im Schnitte präsentieren, auf die durch die Konservierung bedingte Schrumpfung zurückzuführen, also als ein Kunstprodukt zu betrachten ist. Die Papillen würden, falls sie in vivo in dieser Form vorkämen, in ihrer Gesamtheit Bildungen darstellen, etwa wie bei *Psammobia vespertina*, welche Species bekanntlich äußere Rippen — Seitenlinien — an ihren Siphonen besitzt. Solche Erhebungen kommen aber bei dem lebenden *Solecurtus* nicht vor, die farbfreien Streifen überragen nicht im geringsten die Außenfläche, die papillenartigen Gebilde sind also nicht der Ausdruck tatsächlicher Verhältnisse. Andererseits



aber dünkt mich durch das am lebenden Tiere Beobachtete wie durch die Erkenntnis des ausschließlichen Vorkommens von Pinselzellen auf der Höhe der sogenannten Papillen — und diese Höhe allein entspricht den Streifen — völlig sichergestellt, daß die farb-freien Seitenstreifen der Siphon-Außenfläche der hauptsächlichliche Sitz der Sensibilität sind; dieselben würden darnach in Analogie mit den Rippen der Siphonen von *Psammobia* zu bringen, also als Seitenlinien zu betrachten sein. Wie aus den früher mitgeteilten Beobachtungen hervorgeht, können nur die von mir sogenannten „Hauptstreifen“ Sitz dieser Bildungen sein.

Ich wende mich zu den Drüsen der Außenfläche (Fig. 41). Aus den tinktorialen Reaktionen derselben ergibt sich, daß wir es hier mit Mucindrüsen zu thun haben. Die Drüsen-region reicht von der Basis des Epithels ab etwa 0,3 mm tief in die Substanz des Siphos hinein. Die einzelnen Drüsen sind sehr lange, schmale Gebilde, welche durch interepitheliale Lücken nach außen münden. Sie sind deutlich mehrzellig und zeigen bei Anwendung stärkerer Linsen eine höchst zierliche Zeichnung (Fig. 41 *md*). Die Grundsubstanz ist z. B. in Hämatoxylin blaßblau gefärbt und beherbergt ein Netzwerk, das aus zarten, intensiv dunkelblau tingierten Strängen geflochten ist. Sind die Maschen des Netzes weit, so ist die Färbung der Drüsen in Hämatoxylin eine hellblaue; je enger sie werden, um so intensiver wird auch die Färbung. In den Seitenstreifen und deren nächster Umgebung, also in den papillenartigen Bildungen, kommen Drüsen nicht vor.

Die Innenfläche der Siphonen zeigt, wie bereits erwähnt, hohe und niedrige Zotten, von denen die letzteren in den tiefen Buchten zwischen den ersteren sich finden und von denselben auch dadurch unterschieden sind, daß sie entweder gar keine oder nur spärliche Drüsen besitzen, welche, wie später noch zu zeigen sein wird, von den in den hohen Zotten vorkommenden nicht unwesentlich in ihrem Aussehen differieren. Das Epithel ist auf der Höhe der großen Zotten nur schwer zu erkennen, weil das Sekret der in ihnen sich findenden Drüsen teils in Form kompakter Massen, teils in Gestalt von Strängen die Zellen fast verdeckt (Fig. 42 *md*<sup>1</sup>). An den Seiten der großen und auf den kleinen Zotten besteht das Epithel aus cylindrischen, 18  $\mu$  hohen, 2,7  $\mu$  breiten Zellen, die einen zarten cuticularen Saum haben und wimperfrei sind. Die Kerne sind basal gelegen und kreisrund, ihr Durchmesser entspricht der Breite der Zellen. Zwischen ihnen kommen ganz außerordentlich selten Pinselzellen vor, die durch ihre schmale Gestalt

— sie sind höchstens halb so breit wie die indifferenten — und ihre stäbchenförmigen, intensiv gefärbten und etwa  $12,6 \mu$  langen Kerne kenntlich sind.

Die Drüsen der Innenfläche sind, wie die der Außenfläche, Mucindrüsen, erkennbar als solche durch ihr genugsam geschildertes Verhalten gegen Farbstoffe (Fig. 42 *md*). In den großen Zotten trifft man sie in zwei Lagen an, von denen die innere dicht am Epithel zwischen den Fasern eines hier gelegenen Constrictorbündels zu finden ist, während die äußere jenseits dieses Muskels und auch jenseits einer Lage von Retractorfasern in der Substanz des Siphos gelegen ist. Beide Drüsenlagen bestehen aus schlauch- oder flaschenförmigen, mehrzelligen Drüsen, welche ohne Interkurrenz von Becherzellen — solche kommen nirgends bei *Solecurtus* vor — durch oft sehr weite interepitheliale Lücken münden. Sie lassen, wie die Drüsen der Außenfläche, eine zierliche netzförmige Zeichnung erkennen; da das Netz allenthalben in den Drüsen der großen Zotten ein sehr weites ist, so ist deren Färbung sehr viel blasser, als die der Drüsen der Außenfläche.

Die in den kleinen Zotten vorkommenden Drüsen sind kleine, einzellige, intensiv gefärbte Mucindrüsen, die nicht, wie die der großen Zotten, in großen Massen zusammenliegen, sondern nur einzeln und in nur sehr geringer Zahl in den Zotten zu treffen sind. Auch sie münden in interepithelialen Lücken.

Die Muskulatur der Siphonen besteht aus Retractor-, Constrictor- und Compressorbündeln (Fig. 39); die Lagerung der einzelnen Muskelgruppen von außen nach innen ist folgende. Unter dem Epithel der Außenfläche findet sich zunächst die Drüsen-schicht, auf welche nach innen zu eine mächtige Lage auf dem Querschnitte längsgetroffener, ringförmig durch den Siphon ziehender, also zum Constrictor gehöriger Muskeln folgt. Dann kommt nach innen die Hauptmasse des Retractor. Dieselbe ist durch Bindegewebsscheiden und Compressorbündel in ovale Gruppen zerlegt, deren Längsachse in der Richtung von innen nach außen geht. Auf diese Retractormassen folgt wiederum eine Constrictorschicht und dann zu innerst die Fasern, welche der Zottenregion angehören. Zunächst findet sich eine Retractorschicht, die an der vorhin erwähnten Constrictorpartie von ziemlich dicht stehenden Bündeln gebildet wird, welche nach innen zu spärlicher werden und in Compressorfasern übergehen. Dicht unter dem Epithel der Innenfläche liegt wiederum ein Constrictorbündel.

Die letzten Endigungen der Nerven sind im Schnitte nicht

zu erkennen. Die makroskopische Präparation hatte für den Atemsiphon in summa vier, für den Kloakensiphon in summa zwei Hauptstämme kennen gelehrt. Diese zerfallen in ihrem Verlaufe weiter in Zweige, so daß man in den Querschnitten durch den Siphon sechs bis acht und mehr Nerven antrifft (Fig. 39 n).

Ich komme zur Beschreibung des Mantelrandes. Bei Anwendung sehr schwacher Linsen (Zeiß a\*) erkennt man als höchsten Punkt des Randes eine Falte, die auf dem Schnitte von konischer Gestalt ist (Fig. 43). Die Außenfläche derselben ist stark gewellt und geht kontinuierlich in die Außenfläche des Mantels über. Bei diesem Übergange findet sich die Ursprungsstätte der Epicuticula, deren distalster Punkt genau der inneren Basis der Falte gegenüber gelegen ist (Fig. 43 cu). Nach innen senkt sich die Außenfalte mit ziemlich glatter Oberfläche tief ein und aus der Bucht geht nach innen zu die Innenfalte hervor. Dieselbe ist auf dem Schnitte sehr breit, fast halbkugelig gewölbt und setzt sich nach innen in einen Wulst fort, der auf dem Fuße des Tieres aufliegt und eine riesige Mucindrüse darstellt (Fig. 43 md). Die letztere Bezeichnung ergibt sich aus dem tinktorialen Verhalten. Man kann an dem Mucinwulste zwei Schichten unterscheiden, eine schmale, außerordentlich intensiv gefärbte, welche dem Epithel angehört, und eine breite, etwas weniger stark tingierte, welche nach der Substanz des Randes zu gelegen ist (Fig. 43 md). Bei Anwendung stärkerer Linsensysteme erkennt man folgende Einzelheiten. Das Epithel der Außenfalte und das der Innenfalte bis zum Wulste besteht aus hohen Cylinderzellen, die einen breiten cuticularen Saum ohne Wimperbesatz haben. Basalwärts ist das Epithel scharf abgegrenzt, so daß die wurzelförmige Ausfaserung der indifferenten Zellen hier nicht zu sehen ist. Die Kerne der Epithelzellen sind länglich oval und liegen fast dicht an der Basis. Die Höhe der indifferenten Zellen beträgt  $22\ \mu$ , der cuticulare Saum mißt  $3,6\ \mu$ , die Breite, welcher der kleine Durchmesser der Kerne entspricht, ist  $5,4\ \mu$ ; der große Durchmesser der Kerne schwankt zwischen  $7,2$ — $9\ \mu$ . Die Sinneszellen lassen sich auch hier deutlich erkennen als Gebilde, die kaum halb so breit sind, wie die indifferenten, und intensiv gefärbte, stäbchenförmige Kerne besitzen. Das Epithel der Außenfläche ist an der Epicuticulabildung beteiligt; von demselben sei nur erwähnt, daß es im Gegensatze zu dem Epithel der übrigen Partien, welches die zur Tinktion verwendeten Stoffe in geringem Grade angenommen hat, sich gar nicht färbt.

In der Außenfalte und in demjenigen Teile der Innenfalte, welcher nicht zum Mucinwulste gehört, finden sich in ganz geringer Zahl einzellige Mucindrüsen vor.

Die Epithelzellen des Mucinwulstes, welche nur an wenigen Stellen gut zu erkennen sind, weil sie meistens von dem ausgetretenen und intensiv gefärbten Sekrete bedeckt werden, unterscheiden sich von denen der Falte auf das schärfste dadurch, daß sie Wimperhaare tragen. Die Mucinmassen münden in Lücken zwischen diesen Zellen und haben dabei dieselben, besonders deren basale Abschnitte, ganz schmal gepreßt. Die Wimperzellen gewinnen dadurch das Aussehen von Dreiecken, deren Basis nach der freien Seite, deren Spitze nach den Sekretmassen zu gerichtet ist und deren Ränder konkav eingebogen sind. Dadurch erscheinen die von den Sekretmassen eingenommenen Intercellularlücken becherförmig gestaltet. Man hat es aber nicht mit Becherzellen zu thun, denn das Kriterium der Zelle, der Kern, ist in diesen Lücken nicht vorhanden. An Höhe stimmen die Wimperzellen überein mit den wimperlosen der Falten; ihre Kerne liegen teils basal — bei den weniger komprimierten —, teils central — bei den stark komprimierten. Die Mucinmassen erfüllen prall die Maschen des Bindegewebes, welche in der Richtung von innen nach außen oval gestaltet sind. Diese Maschen kommunizieren untereinander und darum kann man diesen Wulst als eine einzige Mucindrüse betrachten, welche keinen differenzierten Ausführungsgang besitzt, sondern das von ihr bereitete Sekret allenthalben auf ihrer freien Fläche nach außen treten läßt. Die Massen bestehen nicht aus Tropfen, sondern erscheinen ganz homogen. In ihnen kann man vielfach die kleinen runden Kerne der FLEMMING'schen Binde substanzzellen erkennen, welche letztere offenbar die Mucinmassen produzieren; die Kerne des Bindegewebes sind oval.

Die Binde substanz des Mantelrandes, soweit sie nicht an der Produktion der Mucinmassen beteiligt ist, hat das gewöhnliche Aussehen, wie man es im Mantelrande der Acephalen findet; sie ist also eine spongiöse Substanz, die aus bald zu engen, bald zu weiten Maschen verflochtenen kernhaltigen Fibrillen besteht. In den Maschen liegen die FLEMMING'schen Zellen. An der Grenze des Epithels, da wo dieses im Bindegewebe wurzelt, erleidet letzteres in seiner Struktur eine Abänderung, die sich am Epithel der Falten von der am Epithel der Epicuticularregion wahrnehmbaren unterscheidet. Unter dem Epicuticulaepithel findet man ein sehr enges, aber deutliches Netz durcheinander gefloch-

tener Fibrillen und Fibrillenbündel, deren ovale Kerne gut zu erkennen sind. Am Faltenepithel dagegen flechten sich die Fibrillen so eng und dicht durcheinander, daß die Bindesubstanz, also das subepitheliale Gewebe, in welchem die Epithelzellen wurzeln, fast homogen erscheint.

Es sei schließlich noch die ventrale die Kiemenenden bedeckende Fläche erwähnt. Die äußere Seite derselben hat einen epithelialen Belag, der, stark mit Sinneszellen durchsetzt, sich in zahlreiche Falten gelegt hat, im übrigen aber dem epithelialen Belage der Falten gleicht. Es kommen hier sehr spärlich Mucindrüsen vor. An der dem Branchialraume zugekehrten Seite sind die Epithelzellen mit langen Wimpern versehen und es finden sich sehr reichlich mehrzellige Mucindrüsen, welche in interepithelialen Lücken münden.

*Solen vagina.* Die Epithelzellen der Siphopapillen erscheinen in Schnittpräparaten von regelmäßig cylindrischer Gestalt mit breitem, wimperfreiem cuticularem Saume; ihre Höhe beträgt  $18\ \mu$ , ihre Breite  $8,6\ \mu$ , der Saum mißt  $3\ \mu$ . Die Kerne sind oval oder kreisrund und liegen der Basis dicht an. Zwischen ihnen findet man zahlreiche schmale Zellen mit langen, stäbchenförmigen und sehr intensiv gefärbten Kernen; es sind das die Sinneszellen. Drüsen kommen in den Papillen nicht vor, wohl aber finden sich amorphe Sekretmassen, die in Orange-Hämatoxylin einen schwach gelben, in Bismarckbraun einen gelbbraunen Farbenton angenommen haben. Diese Massen sind nur spärlich entwickelt und sind kenntlich als ein schmaler Zug kleiner Tropfen, welche dicht aneinander stehen, in nur geringer Ausdehnung in den Maschen des Bindegewebes liegen und von der Spitze bis zur Grenze des distalen und mittleren Drittels der Papillen in der Medianlinie dahinziehen. Sie münden durch interepitheliale Lücken, in ihnen sieht man spärlich geschrumpft erscheinende Kerne liegen.

Die Innenfläche der Siphonen zeigt folgendes Detail. Das Epithel hat sich zu zahlreichen, kleinen und flachen Zotten gruppiert; seine meist konischen Zellen sind  $12,6\ \mu$  hoch und  $2\ \mu$  breit. Die Kerne, welche basal gelegen sind, sind kreisrund; ihr Durchmesser entspricht dem Breitendurchmesser der Zellen. Diese letzteren enthalten stellenweise ein braungelbes, körniges Pigment, das die Kernpartie frei läßt, die anderen Abschnitte der Zellen aber dicht erfüllt. Die freie Seite der Epithelzellen besitzt keinen

cuticularen Saum; Wimpern sind nicht vorhanden. Die Sinneszellen dokumentieren sich in derselben Weise, wie in den Papillen; sie finden sich in nur geringer Zahl. Auf der Innenfläche kommen Drüsen abwärts der Papillarregion vor. Dieselben liegen dicht unter dem Epithel, sind schmale, einzellige Gebilde (Fig. 45), die ihren feinen, fadenförmigen Ausführungsgang zwischen die Epithelzellen hineinsenden. Sie liegen sehr nahe bei einander, doch treten die Drüsenkörper niemals miteinander in Verbindung. Sie färben sich in Bismarckbraun hellgelbbraun, in Orange-Hämatoxylin orangegebl, zeigen also, wie die in den Papillen vorkommenden Massen, Giftdrüsenreaktion.

Die Außenfläche der Siphonen ist mit cylindrischen Epithelzellen bekleidet, welche eine breite, wimperfreie Cuticula besitzen. Die Kerne, kreisrund oder oval, sind fast dicht an der Basis gelegen<sup>1)</sup>. Das Epithel hat sich zu zahlreichen, umfänglichen und im allgemeinen gleich breiten Zotten gruppiert. Die Maße der Zellen hier entsprechen denen an den Papillen; wie allenthalben, so sind auch hier die Sinneszellen durch ihre schmale Gestalt und ihre stäbchenförmigen Kerne kenntlich (Fig. 44 s<sub>z</sub>); die Sinnesborsten sind aber nicht erhalten, ebensowenig wie in den anderen bisher beschriebenen Partien. Es finden sich unter dem Epithel in sehr geringer Zahl kleine einzellige Mucin-drüsen.

Was endlich die bei der allgemeinen Beschreibung erwähnten peitschenschnurförmigen Tentakel betrifft, die vorn am Rücken des Tieres an der Verwachsungsstelle der velumartigen Verlängerung sich finden, so gleichen dieselben in ihrem feineren Baue den Siphonpapillen fast völlig. Sie entbehren aber der amorphen Massen durchaus.

Die Muskulatur der Siphonen besteht aus den drei Gruppen der Retractoren, Constrictoren und Compressoren. Die ersteren imponieren hier nicht, wie dies bei den bisher behandelten Siphoniaten der Fall war, durch ihre Massenhaftigkeit, sie sind vielmehr in kleinere Bündel durch die sehr stark entwickelten Constrictoren zerteilt. Diese wiederum werden durch die Compressorbündel in zahlreiche Gruppen zerlegt.

---

1) In dem Epithel der Außenfläche habe ich einmal in einer Zelle eine Mitose gesehen, welche die Form darbot, wie sie in Fig. 44 bei *x* wiedergegeben ist. Es ist dies das einzige Mal, daß ich im Epithel der Mantelrandorgane bei Acephalen eine solche Erscheinung getroffen.



Im Atem- wie im Analsipho verlaufen je sieben Nervenstämme, während ich im Septum keinen gesehen habe. In den Papillen liegen die Nerven in der Achse, ihre letzten Endigungen sind im Schnitte nicht zu erkennen.

Genau in der Mitte der ventralen, also äußeren, Fläche des Randes findet sich eine Falte, deren Durchschnittsbild einem Blatte gleicht. Hier ist das Epithel ein cylindrisches von  $18\ \mu$  Höhe und  $1,8\ \mu$  Breite mit basal gelegenen ovalen Kernen von  $9\ \mu$  Länge. Differenzen zwischen indifferenten und Sinneszellen sind nicht zu erkennen; letztere sind, wenn sie überhaupt hier vorkommen, jedenfalls sehr spärlich. Nach außen von dieser Falte entsteht die Epicuticula und zwar beteiligt sich daran die Außenseite der Falte in ihrer basalen Hälfte und das ganze übrige Epithel bis zur Schale; Drüsen finden sich hier nicht vor. Die dem Branchialraum zugekehrte innere Fläche des Randes hat ein hohes Wimperepithel, unter dem einzellige Mucindrüsen in sehr großer Zahl gelegen sind (Fig. 46 *md*).

*Solen siliqua* und *S. ensis*. Nach MEYER und MÖBIUS (30) finden sich bei *Solen pellucidus*, welche Art nach der von jenen Autoren gegebenen, allerdings nicht erschöpfenden Beschreibung des Mantelrandes und der Siphonen und nach den Figuren zu schließen den hier zu behandelnden beiden Species ähnelt, an den Mantelrandcirren Wärzchen, deren Ende vertieft ist. In den Vertiefungen steht ein Büschel Haare. Diese Wärzchen scheinen nach FLEMMING's Annahme (17) in ihrem Baue den an den Mantelrandfäden von *Pecten Jacobaeus* vorkommenden Wärzchen zu gleichen. Es ist daher eine sehr beachtenswerte Differenz, daß bei *Solen siliqua* und *ensis* keine Spur dieser Wärzchen zu finden ist. Untersucht man die Papillen des Atem- oder des Analsipho oder die kurzen am Mantelschlitz stehenden Papillen (cfr. allgemeine Beschreibung) frisch in Seewasser, so konstatiert man zunächst die völlige Abwesenheit jeder Wimperbewegung. Man konstatiert aber auch ferner, daß der breite cuticulare Saum des epithelialen Belages dieser Gebilde nicht von Dornen oder starren Haaren überragt wird. Die Sinneszellen, die unbedingt hier vorhanden sein müssen, denn diese Teile sind bei Berührung sehr empfindlich, entbehren also, wie ich mich wiederholt auf das bestimmteste zu überzeugen vermochte, eines Haarbesatzes. Und was die Betrachtung frischer Objekte lehrt, das wird durch Macerationspräparate bestätigt. Die Sinneszellen, die im übrigen

nach dem Schema der FLEMMING'schen Pinselzelle gebaut sind, haben einen schmalen, einfach konturierten Saum, auf dem weder Haare noch Reste derselben zu finden sind. Lang dauernde Macerationen vernichten allerdings die Sinnesborsten, bei kurzer Einwirkung der macerierenden Reagentien aber sind dieselben meistens unversehrt erhalten und dann als kurze, leicht knotige Haare zu erkennen; ihr Fehlen in guten Macerationspräparaten beweist demnach die Richtigkeit des an frischem Materiale Konstatierten. Wir haben hier also ein Beispiel dafür, daß eine taktile Empfindlichkeit vorhanden ist, ohne daß der Reiz durch haarartige Differenzierungen auf die Zellsubstanz übertragen zu werden braucht. Es ähneln also die Siphopapillen dieser Arten durch die Abwesenheit der Sinneshaare den gleichen Gebilden von *Mya truncata*, bei denen FLEMMING (14) ebenfalls den cuticularen Saum überragende Sinnesborsten nicht aufzufinden vermochte.

Ich wende mich zur Schilderung der Ergebnisse, zu welchen das Studium von Schnittpräparaten führt. Beide Arten, *Solen siquua* und *ensis*, verhalten sich völlig übereinstimmend.

Das Epithel der zahlreichen Papillen, welche den Atemsiphon umkränzen, besteht aus  $12,6 \mu$  hohen und  $5,4-9 \mu$  breiten wimperlosen Cylinderzellen, welche basal gelegene kreisrunde, selten ovale Kerne enthalten. Die Sinneszellen machen sich als höchstens  $1 \mu$  breite, mit intensiv gefärbten, stäbchenförmigen Kernen versehene Gebilde bemerkbar. Während sonst ein mehr oder minder reichlicher Körnchenbrei auf die durch die Reagentien zerstörten Sinnesborsten hinweist, fehlt ein solcher Körnchenbrei hier vollständig. Einzelne indifferente Zellen — im allgemeinen nicht viele — sind mit einem goldgelben Pigmente versehen, das in Form kleiner Körnchen den distal vom Kern gelegenen Abschnitt dicht erfüllt. Die basale Abgrenzung der indifferenten Zellen ist in manchen Präparaten eine scharfe kontinuierliche Linie, in manchen aber ist die wurzelförmige Ausfaserung deutlich zu erkennen. In den Papillen sowohl wie in den Buchten zwischen denselben kommen amorphe Sekretmassen in nicht unbeträchtlicher Menge vor. Das Verhalten derselben gegen Farbstoffe charakterisiert sie als Giftmassen. Neben den amorphen Massen kommen auch, wenn gleich spärlich, einzellige Drüsen von der gleichen physiologischen Bedeutung vor. Die amorphen Massen sind oft tief in die Substanz eingebettet, durch die sie sich hindurch winden müssen, um durch interepitheliale Lücken zu münden.

Abwärts der Papillarregion, auf der Innenfläche der Siphonen, liegen die Verhältnisse anders. Die wimperlosen Epithelzellen, die sich in ziemlich breite Zotten gelegt haben, sind  $10\ \mu$  hoch,  $5,4\ \mu$  breit; ihr cuticularer Saum ist sehr schmal. Die Kerne, stets basal gelegen, sind von ovaler Gestalt und messen  $9\ \mu$  in der Länge, während ihre Breite der der Zellen entspricht; Pigment kommt in dieser Region nicht vor. Die Sinneszellen sind nur spärlich vorhanden. Auf der Innenfläche der Siphonen münden Drüsen, die sich als Giftdrüsen darstellen. Sie sind in der an die Papillarregion grenzenden Partie sehr reichlich vorhanden; mehr abwärts, der Wurzel der Siphonen zu, werden sie spärlicher, schwinden aber nie völlig. Wie man bei sehr starker Vergrößerung erkennt, handelt es sich um flaschenförmige, einzellige Gebilde, die zwar stets zu mehreren in einer Gruppe zusammenliegen, aber immer jede für sich gesondert in Epithellücken münden.

Auf der Siphon-Außenfläche haben die Epithelzellen  $30,6\ \mu$  Höhe und  $5,4\ \mu$  Breite; ihr cuticularer Saum mißt  $3\ \mu$ . Die Kerne sind oval, basal gelegen und  $7,2\ \mu$  lang. Einzelne Zellen sind in der vorhin beschriebenen Weise pigmentiert. Drüsen kommen hier ebenfalls vor, die sich von denen der Innenfläche dadurch unterscheiden, daß sie Mucindrüsen sind. Sie sind in wechselnder Zahl vorhanden, sind einzellige Gebilde von flaschenförmigem Aussehen und münden in interepithelialen Lücken.

Die bei der allgemeinen Beschreibung erwähnte, vom Mantelrande stammende Falte, welche durch einen schmalen Zwischenraum von der Siphowand getrennt ist, erscheint im Schnitte als eine auf gemeinsamem Stiele sitzende Doppelfalte. Die indifferenten Epithelzellen sind  $18\ \mu$  hoch,  $7,2\ \mu$  breit und haben basal gelegene, kreisrunde Kerne. Sinneszellen sind hier nur außerordentlich spärlich vorhanden.

Die zahlreichen Papillen des Branchialsipho, die nicht direkt um die Öffnung desselben gelegen sind, sondern mehr entfernt von derselben auf den Seitenwandungen stehen, zeigen genau die gleichen histiologischen Einzelheiten, wie die übrigen Papillen.

Die Muskulatur besteht aus den bekannten drei Gruppen, die im allgemeinen das gleiche Bild, wie bei *Solen vagina*, darbieten.

Der Kloakensipho stimmt in jeder Beziehung mit dem Atemsipho überein.

Die äußere ventrale Fläche des Randes zeigt im Schnitte folgende Konfiguration. Die mediane Verwachsungslinie ist durch

eine tiefe Furche angedeutet, welche sich an manchen Stellen bis fast zur halben Dicke des Randes einsenkt. Nach außen von dieser Furche folgen jederseits zwei niedrige, im Schnitte kegelförmig erscheinende Falten. Darauf folgt eine je nach dem durch die Konservierung bedingten größeren oder geringeren Grade der Kontraktion verschieden aussehende Falte, von deren innerer Fläche die Epicuticula entsteht. Nach außen geht die Falte allmählich in den Mantel über. Die Epithelzellen dieser Falten gleichen einander im allgemeinen; es sind  $14,4\ \mu$  hohe,  $5,4\ \mu$  breite wimperlose Zellen mit schmalem, cuticularem Saume und basal gelegenen, ovalen Kernen von  $9\ \mu$  Länge. Drüsen kommen hier nicht vor.

Einen ganz anderen Charakter hat die innere, dem Branchialraume zugekehrte Fläche des Randes und zwar wird die Differenz bedingt durch die Anwesenheit von Wimperzellen und von Mucindrüsen. Die Wimperzellen haben  $27\ \mu$  Länge,  $1\ \mu$  Breite und besitzen central gelegene ovale Kerne mit  $5,4\ \mu$  Längsdurchmesser. Die sehr weichen, im Schnitte wellig gebogenen Wimpern sind  $14,4 - 16\ \mu$  lang. Auf die Epithelzellen folgt eine ganz dünne, nur  $3,6\ \mu$  messende Lage Muskeln, die von rechts nach links zieht, daher im Querschnitte längsgetroffen ist. Auf die Muskeln folgen dann die Mucindrüsen, welche als eine kontinuierliche Schicht circa  $36\ \mu$  tief in der Richtung zum Epithel der Außenfläche in die Substanz des Randes hineinragen. Die Drüsen, als Mucindrüsen durch ihre bekannten Affinitäten zu den verschiedenen Farbstoffen kenntlich, stehen außerordentlich dicht, sind alle einzellig und senden ihre fadendünnen Ausführungsgänge in die Lücken zwischen die Epithelzellen. Becherzellen kommen nicht vor.

Solen legumen. Das Epithel der Siphopapillen besteht aus nicht sehr hohen cylindrischen, stets pigmentfreien Zellen mit dickem cuticularem Saume, auf welchem weder Wimpern stehen, noch Borstenreste zu finden sind. Die Kerne der Zellen liegen basal und sind oval oder kreisrund. Die Höhe der Zellen ist etwa  $14\ \mu$ , die Breite  $5\ \mu$ , der cuticulare Saum mißt  $4\ \mu$ . Die Sinneszellen sind nur sehr schwer unter den indifferenten zu erkennen. Von besonderem Interesse ist hier die Bindesubstanz. Dieselbe präsentiert sich als ein engmaschiges, von durcheinander geflochtenen Fibrillen gebildetes Netz, in dessen Maschen zahlreiche Zellen liegen, die unter zwei fundamental verschiedenen Formen erscheinen. Die eine Form hat sich in dem Dreifarben-

gemisch von EHRLICH-BIONDI tiefrot, die andere blaugrün gefärbt, die erstere Zellart ist körnig, die zweite homogen. Ob dieselben als Drüsenzellen zu deuten sind, kann ich nicht entscheiden, da ich sie nie zwischen den Epithelzellen liegen sah. Andere Gebilde, welche ein Sekret liefern könnten, kommen in den Papillen nicht vor.

Das Epithel der Siphon-Innenfläche sowie das der Siphon-Außenfläche gleicht in jeder Beziehung dem der Papillen. Auf der Innenfläche münden Mucinmassen, während auf der Außenfläche sekretorische Apparate fehlen.

In den Siphonen sind je sechs Nervenstämme vorhanden, die ziemlich dicht unter dem Epithel der Innenfläche verlaufen. Sie liegen in den Papillen in deren Längsachse; ihre letzten Endigungen sind im Schnitte nicht zu erkennen.

Die Muskulatur der Siphonen gleicht der in den Siphonen der übrigen Soleniden.

Am Rande sind mehrere Falten seitlich der Medianlinie zu erkennen, deren epithelialer Belag im allgemeinen aus  $12\mu$  hohen und  $3,6\mu$  breiten wimperlosen Zellen besteht, deren kreisrunde Kerne basal gelegen sind. Es finden sich im Rande allenthalben aber in geringer Zahl sekretorische Apparate, die teils Mucin bereitende, teils einen giftigen Stoff liefernde sind.

*Lyonsia arenosa*. Die Papillen des Atem- und des Kloakensiphon gleichen einander vollkommen. Die Epithelzellen derselben zeigen ein verschiedenes Aussehen je nach dem Orte, wo sie stehen. An den Spitzen der Papillen sind die Zellen  $14,4\mu$  hoch und  $3,6\mu$  breit. Sie haben einen knapp  $1\mu$  messenden cuticularen Saum, der völlig wimperfrei ist. Die Kerne sind kreisrund und liegen central. Auf den Seitenflächen der Papillen besteht dagegen das Epithel aus nur  $7,2\mu$  hohen, fast kubischen Zellen ohne cuticularen Saum mit kleinen  $3,6\mu$  im Durchmesser haltenden kreisrunden Kernen. Die Sinneszellen sind im Schnitte kaum zwischen den indifferenten zu erkennen. In den Papillen kommt Pigment vor, das nicht bloß an die Epithelzellen gebunden ist, sondern sich auch außerdem in der Bindesubstanz ganz unregelmäßig verteilt, bald spärlich, bald sehr massenhaft, in Form von kreisrunden Flecken vorfindet. Die distalen drei Viertel der Papillen sind stets pigmentfrei. Die Farbe des Pigmentes ist bei durchfallendem Lichte und bei auffallendem eine dunkelschwarze;

es besteht aus kleinen Körnern, die dicht aneinander gedrängt in der Binde substanz bez. im Epithel liegen.

Von besonderem Interesse ist die Binde substanz der Papillen. Sie gleicht der sonst im Mantelrande der Acephalen zu treffenden spongiösen Binde substanz vollkommen, enthält aber ganz ungewöhnlich große FLEMMING'sche Zellen in ihren Maschen. Diese Zellen finden sich nur an der Innenfläche der äußeren Papillen — die Papillen der innersten Reihe zeigen ein davon abweichendes, später noch zu erwähnendes Verhalten — und zwar sowohl der Anals als auch der Branchialsiphonpapillen, während sie an deren Außenfläche nicht vorkommen (Fig. 47 *fs*). Sie sind hüllenlose Gebilde und liegen in ein bis zwei Reihen; erst im basalsten Teile der Papillen sind sie in mehreren Reihen vorhanden. Ihr Plasma ist sehr zart granuliert, der Kern ist klein, bläschenförmig und central gelegen und enthält ein deutlich wahrnehmbares Kernkörperchen (Fig. 47). In Eosin-Hämatoxylin, um nur eine der gewählten Färbungsmethoden zu erwähnen, haben sie sich größtenteils ganz schwach rosa gefärbt und nur im basalsten Teile der Papillen ist dieses Kolorit streckenweise in ein flammendrotes übergegangen. Mit der vermehrten Intensität der Färbung ist gleichzeitig die Form der Zellen undeutlicher geworden, sie erscheinen jetzt mehr als Tropfenkonglomerate. Fortsätze dieser Zellen nach dem Epithel hin, wodurch sie sich als Drüsenzellen darstellen würden, habe ich ebensowenig wahrgenommen, wie ihr Einrücken in interepitheliale Lücken. In den Papillen der innersten Reihe, die also dem Sipholumen dicht angrenzen, finden sich keine FLEMMING'schen Zellen, sondern nur amorphe Massen vor, welche dieselben tinktorialen Reaktionen zeigen, wie die FLEMMING'schen Zellen. Sie sind an beiden Seiten der Papillen, aber nur in deren distaler Hälfte, zu treffen; in der proximalen fehlen wie die FLEMMING'schen Zellen so auch die amorphen Massen.

Bei der Beschreibung der feineren Struktur der Siphonen müssen die Außenwand des Branchial-, die des Analsipho und das Septum gesondert behandelt werden.

Das Epithel der Außenwand des Branchialsipho besteht auf der Außenfläche aus hohen, schmalen Cylinderzellen, deren basale Enden sich nicht scharf gegen die Siphosubstanz absetzen, aber auch keine wurzelförmige Ausfaserung erkennen lassen. Ein cuticularer Saum ist nicht vorhanden, Wimpern fehlen. Die Kerne sind von ovaler Gestalt und sind central gelegen. Die Höhe der Zellen beträgt circa  $22\ \mu$ , ihre Breite  $2\ \mu$ , die Länge



des Kernes  $7,2 \mu$ . Zwischen diesen indifferenten Zellen sind Sinneszellen nicht wahrzunehmen, was nicht verwundern darf, da die Außenfläche beim Branchialsipho wie auch beim Analsipho, der hierin die gleichen Verhältnisse zeigt, die Epicuticula bildet, welche die verwachsenen Siphonen überzieht. Drüsen kommen hier nicht vor.

Das Epithel der Außenwand des Branchialsipho hat auf der Innenfläche niedrige, kubische Zellen, deren cuticularer Saum wimperfrei ist. Die kleinen kreisrunden Kerne sind basal gelegen; Sinneszellen sind nicht zu erkennen. Unter dem Epithel, in der ganzen Länge des Sipho, finden sich amorphe Sekretmassen (Fig. 48 *gd*). Dieselben sind ungleich verteilt, d. h. nicht die ganze subepitheliale Substanz enthält dieselben in einer kontinuierlichen Schicht, sondern auf Stellen, welche mit Sekretmassen erfüllt sind, folgen Stellen, die sekretleer sind. Dabei wechselt das Verhältnis in der Serie so, daß an Stellen, die in einigen Schnitten amorphe Sekretmassen enthielten, in den darauf folgenden Schnitten dieselben fehlten. Die Massen sind besonders mächtig dicht unter dem Epithel, ziehen sich aber noch tief in die Substanz des Sipho in der Richtung zur Außenfläche hinein. Sie färben sich in Orange-Hämatoxylin orangegelb, in Eosin-Hämatoxylin leuchtend rot, in dem EHRLICH-BIONDI'schen Farbungemisch schmutzig violett, in Indigkarmin-Boraxkarmin blaugrün und in Bismarckbraun rötlich-braun, zeigen also mit anderen Worten dieselben Reaktionen wie die amorphen Massen der Sipho-Innenfläche bei den Veneriden und sind daher, wie jene, als Giftmassen zu betrachten. Sie bestehen, wie man bei Anwendung sehr starker Linsen erkennt, aus kleinsten Tröpfchen, die außerordentlich dicht bei einander stehen, und münden in Lücken zwischen den Epithelzellen. Innerhalb der Massen sieht man Kerne von ovaler oder kreisrunder Gestalt in nicht unbeträchtlicher Zahl liegen; es fehlt aber um dieselben herum, im Gegensatze zu den Erscheinungen bei den Veneriden, ein auch nur angedeuteter plasmatischer Hof. Trotz dieses Mangels glaube ich aber, im Anschluß an das bei den Veneriden Gesagte, auch hier die FLEMMING'schen Zellen der Bindesubstanz, deren Existenz nur noch durch die Kerne dargethan wird, als Bildungsstätten dieser Massen ansprechen zu dürfen. Einzelne Muskelfasern und Bindegewebsfibrillen in geringer Zahl sind ferner in den Massen zu treffen. In der Tiefe der Siphonalsubstanz, d. h. zur Außenfläche zu, sind die Massen etwas lockerer, wobei man ein interessantes Verhalten beobachten kann. Die hier in der

Nähe reichlicher vorhandenen Muskelfasern werden von den Sekretmassen gewissermaßen eingescheldet, so daß in den weitaus meisten Fällen ein schmaler, völlig farbloser Hof um die Muskeln herum zu erkennen ist. Manchmal gehen die Sekretmassen dicht an die Muskelfasern heran, sind aber auch dann noch, wie man namentlich in Bismarckbraunpräparaten sieht, in denen die Massen rötlichbraun, die Muskeln gelb sich gefärbt haben, von den letzteren getrennt. Die Sekretmassen folgen somit dem Zuge der Muskeln und dadurch haben sie ein ganz eigenartiges gestrecktes Aussehen gewonnen.

Die Innenfläche der Außenwand des Analsipho hat in einer linearen Ausdehnung von ungefähr 4 mm ein wimperfreies Epithel, das in seinen Einzelheiten dem der Innenfläche des Branchialsipho gleicht. Von da ab proximalwärts sind die Zellen bewimpert. Betrachtet man den proximalen Kontur des noch zu besprechenden Septum auch als das proximale Ende der Siphonen, dann haben bewimperte und wimperfreie Region des Analsipho die gleiche Ausdehnung. Die Zellen des distalen Abschnittes, also die wimperlosen, haben sich zu zahlreichen niedrigen Zotten gruppiert, die des proximalen bewimperten zeigen die Zottenanordnung nur in ganz geringem Maße. In der wimperfreien Region finden sich ferner unter dem Epithel amorphe Sekretmassen, die in jeder Beziehung denen des Atemsipho gleichen. In der Region der Wimperzellen dagegen fehlen diese Massen; dafür sind Becherzellen vorhanden, welche bis zu der dem proximalen Ende des Septum gegenüberliegenden Stelle nicht sehr zahlreich sind, dagegen in den diesseits vom Septum gelegenen, also streng genommen schon zum Mantel zu rechnenden Partien häufiger werden. Die Becherzellen sondern Mucin ab, wie dies aus ihrem Verhalten gegen Farbstoffe deutlich hervorgeht. In zwei Arten, einer blassen und einer intensiven, tritt die Färbung auf. Die blassen Becherzellen sind homogen, die intensiv gefärbten erscheinen als ein Tropfenkonglomerat; beide repräsentieren verschiedene Stadien des Sekretionsprozesses. Die Becherzellen, deren basal gelegene Kerne schwer zu sehen sind, haben meistens die gleiche Höhe wie die übrigen Epithelzellen und reichen nur selten basalwärts tiefer in die subepitheliale Substanz hinein. In den proximal vom Septumende gelegenen Partien der Analsipho-Innenfläche sind noch ganz eigentümliche Erscheinungen zu beobachten. Man trifft nämlich in der Substanz der Siphowand bald dicht unter dem Epithel, bald tiefer gelegen in nicht zu großer Zahl Gebilde von kreis-

runder oder ovaler Gestalt und von verschiedener Größe an, die in ihrem tinktorialen Verhalten den Becherzellen gleichen. Sie liegen 20, 30 bis höchstens 100  $\mu$  von der Oberfläche des Epithels entfernt und haben einen Durchmesser, der zwischen 30 und 80  $\mu$  schwankt. Ihre Größe ist unabhängig von ihrer Entfernung vom Epithel. Sie sind von einer deutlichen Membran umgeben, die vielfach gefaltet erscheint, und bestehen aus Zellen mit basal gelegenen kleinen Kernen, deren Plasma ein wirres Netzwerk von Fäden erkennen läßt. Wir haben es hier also wahrscheinlich mit einer ganz eigentümlichen, bei Acephalen von mir sonst nicht beobachteten Art von Mucindrüsen zu thun. Zwar habe ich die Ausführungsgänge dieser Gebilde nicht sehen können, doch rechtfertigt, glaube ich, ihr tinktoriales Verhalten wie ihre feinere Struktur meine Deutung. Andere Organe nämlich, wie Drüsen, zeigen keine solche Färbung und keine derartige Plasmazeichnung. Es erinnern diese Gebilde, von denen noch bemerkenswert ist, daß sie nur da vorkommen, wo sich mucinhaltige Becherzellen finden, sehr stark an die Mucindrüsen in der Haut der anuren Amphibien.

Über das Verhalten des Septum ist folgendes anzumerken. Die Siphonen waren der Länge nach geschnitten, so daß beide gleichzeitig im mikroskopischen Bilde zu erkennen waren. Daher ist auch das Septum in seiner ganzen Ausdehnung in meinen Präparaten vorhanden. Seine Gestalt ist ungefähr die eines großen lateinischen T (Fig. 48); der Querbalken ist am proximalsten Ende gelegen, der lange Schenkel bildet die Scheidewand zwischen den Siphonen und geht in seiner distalsten Partie in die beiden Papillarregionen über. Hier ist das Septum am breitesten, es mißt ungefähr 0,28 mm. Weiter proximalwärts wird es schmaler bis zu einer minimalen Breite von ungefähr 0,12 mm, um gegen den Querbalken hin wieder an Umfang zuzunehmen, bis zu 0,18 mm. Der lange Schenkel des Septum sitzt in der Mitte des Querbalkens auf, welcher letzterer also gleichmäßig in das Lumen des Atem- wie des Analsipho hineinragt (Fig. 48), dieses dadurch ein wenig verengend. Die Epithelzellen des Septum sind auf derjenigen Seite, welche dem Branchialsipho angehört, wimperlos, auf der, welche dem Lumen des Analsipho zugekehrt ist, nur zu einem Teile wimperlos, zu einem anderen Teile dagegen bewimpert (Fig. 48 bs und cs). Und zwar fängt das Wimperepithel auf der Analsiphoseite des Septum genau an der Stelle an, welche jener gegenüberliegt, an der auf der Innen-

fläche der Außenwand desselben Siphon ebenfalls zuerst die Wimperzellen auftreten. Diejenige Hälfte des Querbalkens, welche zum Branchialsiphon sieht, hat ein wimperloses, diejenige Hälfte, die dem Analsiphon gehört, hat bewimpertes Epithel (Fig. 48). Die dem Branchialraum zugekehrte Fläche des Querbalkens ist in ihrer ganzen Ausdehnung bewimpert. Im Septum kommen amorphe Sekretmassen unter ganz denselben histiologischen Erscheinungen, wie auf den Innenflächen der Siphonaußenwände vor (Fig. 48). Sie finden sich auf beiden Seiten in gleicher Mächtigkeit und münden sowohl in den Branchial- wie in den Analsiphon (Fig. 48). Die in den einen Siphon mündenden Massen reichen an manchen Stellen (Fig. 48) bis ins Epithel des anderen Siphon. Auch im Querbalken kommen amorphe Giftmassen vor, doch können dieselben, infolge ihrer Lagerung, nur in das Lumen der Siphonen, nie aber in den Branchialraum sich entleeren.

Der Mantelrand, der, wie die makroskopische Betrachtung gelehrt hatte, in seiner ganzen Ausdehnung verwachsen ist, zeigt auf seiner äußeren, ventralen Fläche diese Verwachsungslinie im Schnitte als eine median verlaufende, sehr seichte Furche, die jederseits von einer nicht zu hohen Falte begrenzt ist. Das Epithel dieser Furche, der Falten, wie das der seitlich von ihnen zum Mantel abfallenden Randpartieen hat sich in sehr zahlreiche, kleine Zotten gelegt und besteht aus Zellen, welche denen der Siphonen, was Höhe, Breite und Wimperlosigkeit anlangt, vollkommen gleichen. Drüsen kommen hier nirgends vor.

Auf der dem Branchialraume zugekehrten Fläche des Randes sind die Epithelzellen niedrig, schmal cylindrisch und sind mit Wimpern besetzt. Hier kommen zahlreiche Becherzellen vor, welche Mucinreaktion zeigen.

*Macra stultorum* und *Macra helvacea*. Beide Arten stimmen, von kleinen, unbedeutenden Unterschieden abgesehen, in ihrem histiologischen Verhalten überein, so daß die folgende, von *Macra stultorum* entnommene Schilderung auch für die andere Art Gültigkeit hat.

Frisch untersucht zeigen die Papillen der Siphonen und des Randes einen epithelialen Belag, dessen breiter cuticularer Saum frei von Wimpern und von Dornen bez. Sinneshaaren ist. Hier findet sich also dasselbe Verhältnis wie bei *Solen siliqua* und *ensis* und *Mya truncata* (cfr. FLEMMING 17, p. 429/430). Die Siphonpapillen sind pigmentiert und das Pigment erscheint bei

durchfallendem Lichte fast blau. PATTEN (32) behauptet im Anschlusse an SHARP (43), daß bei *Macra stultorum* Pigmentflecken („pigmented areas“) an den Enden der Siphonen vorkommen, in denen die Pigmentzellen zu kleinen Gruppen arrangiert sein sollen, in deren Centrum ein heller, strahlenbrechender Fleck sich findet. An den Basen der Tentakel (Papillen) sind die Zellen dieser Bildungen zu intensiv gefärbt, um einen genauen Einblick in ihre Zusammensetzung ohne weiteres zu gestatten. Der Autor sagt dann: „I believe that the clusters of pigmented cells, in the centre of which were the clear refractive points, are the same structures we have seen in *Arca*, that is ommatidia, composed of pigmented cover cells surrounding a central colorless one“ (l. c. p. 606). Weder PATTEN noch SHARP, die beide auch eine Lichtempfindlichkeit oder vielmehr richtiger eine Wahrnehmung von hell und dunkel bei verschiedenen Arten von *Macra* konstatiert haben wollen, geben eine Zeichnung der von ihnen als Augen gedeuteten Gebilde. Es ist daher auch ganz unmöglich zu erkennen, wodurch besonders PATTEN zu seiner Angabe verleitet worden ist; denn das kann ich nach meinen Beobachtungen sagen, daß Bildungen, wie sie PATTEN beschreibt, die den Augen von *Arca* auch nur entfernt gleichen, absolut nicht vorkommen. Ich habe weder an frischem Materiale noch an Schnittpräparaten auch nur andeutungsweise etwas von dem gesehen, was PATTEN beobachtet haben will. Fand ich auch stellenweise die Pigmentzellen dichter stehen und nur spärliche pigmenthaltige zwischen ihnen: daraufhin, glaube ich, darf man noch nicht die Behauptung von dem Vorkommen von Augen aufstellen.

Die Resultate, zu denen mich das Studium von Schnittpräparaten geführt hat, sind folgende.

Die Außenfläche der Siphonen — beide gleichen einander vollkommen — ist in ihrer ganzen Ausdehnung an der Epicuticulabildung beteiligt. Die Epithelzellen derselben sind  $9\ \mu$  hohe,  $2,7\ \mu$  breite konische Zellen, deren freier Saum einfach konturiert ist und in die Epicuticula übergeht. Wimpern fehlen vollkommen. Einzelne Zellen sind pigmenthaltig; das dunkle Pigment besteht aus kleinen Körnern, welche die vom Kern distal gelegene Partie der Zellen dicht erfüllen. Die Kerne sind stets basal gelegen, entweder kreisrund und klein oder oval und lang. Der Durchmesser der ersteren schwankt zwischen 2 und  $3\ \mu$ , die Länge der letzteren beträgt etwa  $6\ \mu$ . Die Sinneszellen sind

zwischen den indifferenten im Schnitte nicht zu erkennen. Drüsen kommen hier nicht vor.

Das Epithel der Innenfläche der Siphonen hat sich in breite, aber niedrige Zotten gelegt. Die Epithelzellen sind niedrige, nur  $5,4 \mu$  hohe und  $2 \mu$  breite Gebilde, die basal gelegene ovale Kerne von  $3,6 \mu$  Länge besitzen; sie haben keinen doppelt konturierten cuticularen Saum. Auf ihrer freien Fläche sind weder Wimpern noch Borstenreste zu erkennen, dagegen sieht man auf ihnen und im Lumen der Siphonen krümliche Massen liegen, die offenbar von dem unter dem Epithel vorhandenen und in das Lumen sich entleerenden amorphen Sekretmassen herühren. Über die letzteren ist folgendes anzumerken. Dicht an der Mündung der Siphonen, proximalwärts der Papillarregion sind sie am reichlichsten vorhanden, werden von da ab, je mehr man sich der Wurzel der Siphonen nähert, spärlicher. Sie liegen in den Epithelzotten und reichen basalwärts von denselben nur wenig in die Substanz des Siphos hinein (Fig. 49 *gd*). Die Untersuchung mit schwachen Linsensystemen zeigt dieselben von fast fiederförmigem Aussehen (Fig. 49). Bei Anwendung stärkerer Systeme erkennt man, daß sie sich von den bisher bekannten amorphen Sekretmassen dadurch unterscheiden, daß sie weder aus Tropfenkonglomeraten bestehen, noch zu Schollen geronnen sind. Sie sind vielmehr aus einzelnen kleinen Strichen oder linienartigen Elementen zusammengesetzt, die eine weitere Struktur nicht darbieten. Die einzelnen feinen Linien sind zu schmalen Zügen zusammengefaßt, die in den Maschen der Bindesubstanz liegen und dem Zuge der Muskeln folgen. Dadurch nun, daß letztere fiederförmig in den Epithelzotten auseinander fahren, ist auch das Bild der Sekretmassenverteilung ein fiederförmiges. Dieses Bild (Fig. 49) ist so frappant, so different von allem, was ich bisher im Mantelrande der Muscheln beobachtet und beschrieben habe, daß ich zuerst zweifelhaft war, ob es wirklich Sekretmassen sind, um die es sich hier handelt. Vermehrt wurde der Zweifel noch dadurch, daß man zwischen den Massen zwar die Kerne der Bindesubstanzfibrillen, innerhalb der Massen aber nicht die Kerne derjenigen Zellen antrifft, welche durch ihre Thätigkeit die Massen produzieren. Was meines Erachtens als vollgültiger Beweis dafür, daß die Massen wirklich Sekretmassen sind, anzusehen ist, ist der Umstand, daß man sie in interepithelialen Lücken und jenseit derselben im Sipholumen antrifft. Sie färben sich im EHRlich-BIONDI'schen Farbungemisch tiefrot, in Orange-Häma-



toxylin leuchtend orange, in Eosin-Hämatoxylin flammendrot und in Bismarckbraun, hierin wiederum eine Besonderheit darbietend, rötlich (Fig. 49); die Massen sind also Giftmassen.

Die Papillen, welche die Siphöffnung umkränzen, haben Epithelzellen, deren Habitus denen auf der Siph-Innenfläche so vollständig gleicht, daß das dort Gesagte hier buchstäbliche Anwendung findet. Das eine wäre noch zu erwähnen, daß man in in den basalen Partien der Papillen pigmenthaltige Zellen antrifft, deren Verteilung aber, wie schon einmal hervorgehoben, in keiner Weise auf das Vorhandensein spezieller Sinnesorgane hindeutet. Die Sinneszellen sind im Schnitte nur schwer als ganz schmale Gebilde zu erkennen. Ferner gleichen die Papillen noch dadurch der Siph-Innenfläche, daß in ihnen amorphe Sekretmassen von ganz dem gleichen Aussehen und ganz der gleichen Beschaffenheit vorkommen wie dort.

Über die Muskulatur ist etwas Besonderes nicht zu bemerken; ihre Verteilung stimmt im allgemeinen mit der Siphomuskulatur der bisher behandelten Myaceen überein.

Ich komme zur Beschreibung des Mantelrandes. Bei Anwendung schwächster Vergrößerungen erscheint derselbe als ein wenig ausgedehntes Plateau, das nach innen in eine kurze, kegelförmige Papille übergeht, nach außen in einer Falte endet, welche hoch und breit ist, etwa handschuhfingerförmige Gestalt hat und außen nach einer im Schnitte leicht kolbig erscheinenden Anschwellung in die Außenfläche übergeht. Die Größenverhältnisse des Randes sind folgende. Die Falte hat eine ungefähre Höhe von 0,7 mm bei einer maximalen Breite, welche zugleich die basale ist, von 0,32 mm, während die distale Breite nur 0,12 mm beträgt. Das Plateau setzt sich durch eine seichte Einbiegung von der Falte ab und geht innen in die Papille über, deren Höhe etwa 0,35 mm ist. Das Epithel der Falte besteht aus 8  $\mu$  hohen, 3  $\mu$  breiten wimperlosen Cylinderzellen, deren basal gelegene kreisrunde Kerne etwa 2  $\mu$  Durchmesser besitzen. Der cuticulare Saum ist schmal, Pigment kommt hier, wie auch in den übrigen Partien des Randes, nicht vor. Die Sinneszellen sind als sehr schmale Gebilde mit intensiv gefärbten, stäbchenförmigen Kernen kenntlich. Auf dem Plateau zeigen die Epithelzellen dieselbe Beschaffenheit, wie auf der Falte.

Die Epithelzellen der Papillen sind niedrige, nur 7  $\mu$  messende Gebilde von kubischer Gestalt mit breitem cuticularem Saume und kleinen, kreisrunden, basal gelegenen Kernen. Die

Sinneszellen, kenntlich wie überall durch ihre schmale Gestalt und ihre stäbchenförmigen Kerne, sind sehr zahlreich.

Innen geht das Epithel kontinuierlich über in das wimpernde Epithel der Mantelinnenfläche.

Die Falte wie die ganze Außenfläche des Randes und des Mantels sind drüsenlos. Im Plateau finden sich im Anfang spärlich, dann mehr nach innen zu in größerer Menge Mucindrüsen, die besonders reichlich auf der Innenfläche des eigentlichen Mantels vorkommen. Sie liegen ziemlich dicht am Epithel und münden in interepithelialen Lücken. Es sind ein- und mehrzellige Gebilde, die in Gruppen beisammen stehen; Becherzellen kommen nicht vor.

Über die Binde substanz sind einige Besonderheiten zu notieren. In der Außenfläche des Randes mit Einschluß der Falte und in der Außenhälfte des Mantels hat dieselbe den gewöhnlichen, bei Acephalen vorkommenden Charakter der spongiösen Binde substanz. Anders aber ist ihre Struktur in der Innenhälfte. Hier erscheint das Gewebe bei mittlerer Vergrößerung (etwa Zeiß D) fast homogen; man erkennt in ihm nur kleine Falten, die in der Richtung von innen nach außen, also von Epithel zu Epithel verlaufen und kreisrunde oder ovale Lücken für die durchtretenden meist quergetroffenen Muskeln besitzen. Die Kerne der Binde substanz sind hier ganz außerordentlich spärlich. Im Gegensatze zu dem gewöhnlichen spongiösen Gewebe, das die Farbstoffe nur wenig anzunehmen pflegt, färbt sich dieses ziemlich intensiv. Die Färbung wird dann gegen das Epithel der Innenfläche sehr stark und schließlich erscheint das Gewebe am Epithel in einer Dicke von  $3\ \mu$  fast dunkel gefärbt und homogen. Bei homogener Immersion erkennt man in diesen letzteren Partien noch eine Andeutung von Fibrillen, indem feine, dicht bei einander stehende Linien in der Richtung nach außen verlaufen.

*Mya arenaria*. In seiner ersten Arbeit über Mollusken hat FLEMMING (17), wie bereits erwähnt, hervorgehoben, daß die Sinneszellen von *Mya truncata* des Haarbesatzes völlig entbehren. Nach meinen Untersuchungen an *Mya arenaria* kann ich diese Angabe vollauf bestätigen. Der ziemlich breite cuticulare Saum des Papillenepithels hat keinerlei Haarbesatz, weder Wimpern noch Sinnesborsten.

Über die feineren Verhältnisse gelangte ich an meinen Präparaten zu folgenden Resultaten, die sich vielfach mit denen decken, welche ROULE (37) von der gleichen Art erhielt.

Die kegelförmigen Papillen, welche in zwei Reihen um die Siphöffnungen stehen, sind um so massiver, je weiter sie von denselben entfernt sind. Nach außen von den Papillen finden sich zwei niedrige Falten, die zum Teil mit an der Epicuticulabildung beteiligt sind. Die Papillen sind nur an ihren Basen pigmentiert, sonst aber pigmentfrei. Ihre Epithelzellen sind  $32\ \mu$  hoch,  $3,6\ \mu$  breit; der cuticulare Saum mißt  $1,8\ \mu$ . Die Kerne sind central gelegen und von ovaler Gestalt; sie sind  $5,4\ \mu$  lang,  $3\ \mu$  breit. Zwischen diesen indifferenten Zellen finden sich ganz schmale, kaum halb so breit wie jene erscheinende Gebilde, welche stäbchenförmige Kerne besitzen, die von der Mitte der Zelle bis zur Basis reichen. Die gegenseitigen Konturen der Epithelzellen sind sehr scharf, die wurzelförmige Ausfaserung ist im Schnitte nicht sichtbar. In den mehr lateral stehenden Papillen ist der epitheliale Überzug glatt, während in den mehr medialen derselbe sich gefaltet hat, die Zellen daher auf Schnitten zu Zotten gruppiert erscheinen. Die vorhin erwähnten schmalen Zellen, die als die taktil empfindlichen Sinneszellen zu betrachten sind, sind namentlich in den den Siphöffnungen nahestehenden Papillen sehr reichlich.

In den Papillen fehlen jegliche sekretorische Apparate; es sind weder Becherzellen, noch Mucindrüsen, noch Giftmassen vorhanden.

Eine ganz eigenartige Erscheinung bietet hier die Binde-  
s u b s t a n z dar, besonders in Präparaten, die in Orange-Häma-  
toxylin gefärbt sind. Dicht unter dem Epithel ist dieselbe ganz  
homogen. Die Zellsubstanz der Epithelien hat sich in der ge-  
nannten Doppelfärbung blaßgelb gefärbt, die homogene Schicht  
der Binde-  
s u b s t a n z ist ebenfalls blaßgelb. Diese Schicht hat eine  
ungefähre Mächtigkeit von  $4\ \mu$ . Auf dieselbe folgt eine gleich-  
falls homogene Schicht, die sich veilchenblau (in Bismarckbraun  
tief dunkelbraun) tingiert hat (Fig. 50); dieselbe geht ohne scharfe  
Grenze allmählich in die wie allenthalben bei jener Doppel-  
färbung blaugrau aussehende Binde-  
s u b s t a n z der Papillen über. An der Grenze zwischen beiden homogenen Schichten finden sich  
häufig die letzten Fibrillen der Compressorfasern, die wie feine  
Stippchen aussehen. Besonders intensiv ist die veilchenblaue

Färbung an der inneren der beiden oben erwähnten Falten, deren epithelialer Belag übrigens dem der Papillen gleicht.

Die Innenfläche der Siphonen, die im Branchialsipho dieselben Einzelheiten zeigt wie im Analsipho, ist in einer Art pigmentiert, die bei der allgemeinen Beschreibung eingehend geschildert worden ist. Die Epithelzellen sind  $21,6 \mu$  hohe Cylinderzellen, welche einen  $1,8 \mu$  breiten, wimperfreien cuticularen Saum besitzen; ihre Breite ist nicht genau zu messen. Die Kerne sind kreisrund und liegen central. Das Pigment, das aus kleinen schwarzen Körnern besteht, erfüllt die Zellen sehr dicht und bedeckt auch die Kerne noch zum Teil, so daß dieselben in ihrer ganzen Länge nicht sichtbar sind. Die basale Grenze der Epithelien bildet eine zarte, aber deutlich ausgesprochene Linie. Sinneszellen sind zwischen den indifferenten nicht zu beobachten. Auf der Innenfläche finden sich, ganz wie in den Papillen, keinerlei sekretorische Apparate vor.

Die Pigmentverteilung auf der Siphon-Außenfläche ist bei der allgemeinen Beschreibung bereits geschildert. Das Epithel hat sich in außerordentlich zahlreiche Zotten gelegt, welche von sehr verschiedener Höhe und Breite sind. Die Zellen sind Cylinderzellen ohne doppelt konturierten Saum; ihre Höhe beträgt  $23 \mu$ . Sie haben ovale Kerne, welche in der basalen Zellhälfte gelegen sind. Die Länge derselben beträgt  $7,2-9 \mu$ , ihre Breite, welche der der Zellen entspricht, ist  $3,6 \mu$ . Die Zellen sind fast durchgängig pigmentiert, das Pigment, von derselben Farbe wie innen, ist bald reichlich, bald nur spärlich in den Zellen vorhanden und besteht, ebenfalls wie innen, aus kleinen Körnern. Die Bindesubstanz, die in den Epithelzotten sich findet, zeigt auch hier außen, wie in den Papillen und auf der Innenfläche, jene eigentümliche, bereits geschilderte Färbung und Schichtung. Drüsige Organe fehlen auch auf der Außenfläche vollkommen.

Über die Epicuticula, welche von der ganzen Siphon-Außenfläche entsteht, soll später berichtet werden.

Die Nerven verlaufen in den Papillen in deren Längsachse, aber nicht in ein und derselben Ebene, sie sind vielmehr wellig gebogen, so daß man sie in den Schnitten nur bruchstücksweise erkennen kann; ihre letzten Endigungen sind nicht zu eruieren. Die Anzahl der die Siphonen versorgenden Nervenstämme ist bereits durch die Präparation festgestellt; die weitere gröbere Ramifikation ist daher hier nicht mehr von Interesse. In den

Nerven trifft man sowohl central wie peripher gelegen zahlreiche polyclone Ganglienzellen.

Die Muskulatur der Siphonen ist am besten an Querschnitten zu studieren und zeigt folgende Verhältnisse. Dicht unter dem Epithel der Innenfläche findet sich eine schmale Schicht Constrictorfasern; auf dieselbe folgen einige spärliche Retractorfasern, die allmählich in kolossale Retractormassen übergehen, welche bis zum Epithel der Außenfläche, diesem dicht anliegend, reichen. Diese Massen sind von verstreuten, bald sehr starken, bald nur schwachen Constrictorbündeln durchsetzt, welche nirgends eine einheitliche, besonders abgesetzte Masse bilden, wie bei anderen Siphoniaten. Die Compressorfasern durchsetzen die Bündel des Retractor und des Constrictor. Im Septum kommen nur wenige Retractorfasern, dagegen sehr zahlreiche, stark durcheinander gekreuzte Constrictorbündel vor. In den Papillen finden sich die Muskeln nirgends in besonderer Gruppierung, sondern sind zu einem dichten Netze durcheinander geflochten.

Aus meiner Beschreibung der makroskopisch wahrnehmbaren Verhältnisse des Mantelrandes ist bekannt, daß zwei hohe Falten, welche rechts und links von der Medianlinie stehen, durch die ganze Länge des Randes auf dessen äußerer Fläche zu finden sind. Diese Falten erscheinen auf dem Querschnitte von handschuhfingerförmigem Aussehen. Man kann an ihnen nach der Beschaffenheit des Epithels zwei Abteilungen unterscheiden; die distale Hälfte hat einen glatten epithelialen Belag, während der proximalen Hälfte sich in zahlreiche Zotten gelegt hat. Letztere sind von sehr unregelmäßiger Gestalt; bald sind sie hoch und schmal, bald niedrig und breit, im ersteren Falle stehen sie eng aneinander, im letzteren weit auseinander. Die Epicuticula entsteht von beiden Partien der Falten in ganz gleicher Weise. Diese Zottenbildung des Epithels findet sich ferner in der medial zwischen beiden Falten gelegenen Bucht und ebenso lateralwärts der Falten bis zu der in der allgemeinen Beschreibung erwähnten weißlichen äußeren Grenzlinie. Von hier ab ändert sich der Charakter des Epithels; die Zotten, zu denen sich dasselbe gruppiert hat, werden gleichmäßiger, sie sind von gleicher Höhe und Breite und stehen eng aneinander. Diese Partie führt dann kontinuierlich zu dem Epithel der Außenfläche des Mantels, welche der Schale eng anliegt.

Die feineren Einzelheiten, die hier zu beobachten sind, sind folgende:

Das Epithel der distalen Hälfte der Randfalten besteht aus Zellen, welche  $10\ \mu$  Breite haben und kreisrunde Kerne besitzen, deren Durchmesser der Breite der Zelle entspricht. Die Kerne liegen dem freien Rande der Zelle genähert, welcher einfach konturiert ist, wie stets da, wo die Zellen an der Bildung der Epicuticula beteiligt sind. Die basale Endigung der Epithelzellen ist durch eine scharfe Linie ausgeprägt, die wurzelförmige Ausfaserung ist im Schnitte nicht zu sehen. Das Epithel der proximalen Hälfte der Falten hat eine Höhe von  $14,4\ \mu$ ; die Breite der Zellen ist nicht zu messen, da die Zellkonturen nicht sichtbar sind. Die Kerne liegen basal und sind oval; ihr langer Durchmesser beträgt  $5,4\ \mu$ , ihr schmaler  $1,8\ \mu$ . In Übereinstimmung mit diesen Zellen sind diejenigen, welche die Bucht zwischen den beiden Falten bekleiden. Lateralwärts der Falten werden die Epithelzellen zunächst niedriger; ihre Höhe beträgt nur noch  $9\ \mu$ , ihre Breite ist nicht genau zu messen, die Kerne sind schmal und lang,  $1,8 : 5,4\ \mu$ , und liegen dicht dem freien Epithelsaume an. Weiter nach außen zu werden die Zellen wieder höher, bis sie etwa  $18\ \mu$  messen; sie sind dabei sehr schmal,  $1\ \mu$ , haben central gelegene ovale Kerne von  $5,4\ \mu$  Länge, deren Breite der der Zellen entspricht. In allen diesen Regionen sind die Sinneszellen zwischen den indifferenten nicht zu erkennen.

Die Epithelzellen der Falten und der medial wie lateral von denselben gelegenen Partien bis zu jenen von  $18\ \mu$  Höhe, welche die weißliche Grenzlinie bezeichnen, färben sich ziemlich intensiv, namentlich in Anilinstoffen. Die nach außen von der Grenzlinie gelegenen Abschnitte des Randes haben ein Epithel, das sich nur sehr blaß tingiert und dadurch sich von dem bisher beschriebenen deutlich unterscheidet. Die Zellen sind  $30,6\ \mu$  hoch,  $2,7\ \mu$  breit; die Kerne, basal gelegen und von ovaler Gestalt, messen  $9,2\ \mu$ . Dieses Epithel geht kontinuierlich über in das der Mantelaußenfläche, das aus circa  $41\ \mu$  hohen Zellen besteht, deren freier Saum  $2,5\text{--}3\ \mu$  mißt (Fig. 51); ihre Breite schwankt zwischen  $5,4$  und  $14,4\ \mu$ , ihre Kerne sind kreisrund, haben einen Durchmesser von  $5,4\ \mu$  und liegen der sehr scharf konturierten Basis an. Das Plasma dieser Zellen ist sehr zart granuliert und unterscheidet sich dadurch und durch die Abwesenheit eines in Stäbe oder Schollen zerfallenen Inhaltes von dem Epithel der Mantelaußenfläche, wie es bei anderen Species (*Arca*, *Dreissensia*) beobachtet werden konnte. Die Zellen der Mantelaußenfläche sind scharf gegen einander be-

ren werden von binde-



gewebigen Membranen gebildet, die aus dem subepithelialen Gewebe mit schmalem, dreieckigem Fuße entstehen (Fig. 51). Die Membranen färben sich zum Unterschiede gegen das Plasma der Zellen, das Farbstoffe fast gar nicht annimmt, sehr intensiv.

Hervorzuheben ist noch, daß die Epithelzellen aller der hier behandelten Partien pigmentfrei sind.

Drüsen kommen auf der Außenfläche des Randes zwischen der äußeren Grenzlinie und der medialen Furche nicht vor, ebensowenig amorphe Sekretmassen und Becherzellen. Nur in den nach außen von jener Grenzlinie gelegenen Partien, deren Epithel sich blaß gefärbt hat, finden sich Mucindrüsen, über welche Folgendes auszusagen ist. Die Drüsen, als Mucindrüsen durch ihre bekannten tinktorialen Eigenschaften gekennzeichnet, sind außerordentlich spärlich vorhanden; sie sind einzellige Gebilde von flaschenförmigem Aussehen und münden in interepithelialen Lücken. Ihr Sekret ergießt sich in der Richtung gegen die Schale, aber noch in den von der Epicuticula bedeckten Raum hinein; in der eigentlichen Außenfläche des Mantels fehlen sie.

Auf der inneren, dem Branchialraume zugekehrten Fläche des Randes haben die mit hohen Wimpern versehenen Epithelzellen, zwischen denen ich keine Sinneszellen wahrnehmen konnte, sich zu zahlreichen und dicht stehenden, gleich hohen Zotten gruppiert. Die Höhe der Zellen beträgt  $21,6\ \mu$ , ihre Breite  $3,6\ \mu$ , die Länge der auf schmalem cuticularem Saume aufsitzenden Wimpern schwankt zwischen  $5,4\ \mu$  und  $14,6\ \mu$  (Fig. 52). Die ovalen Kerne, deren Breitendurchmesser dem der Zellen entspricht, während ihre Länge  $7,2\ \mu$  beträgt, sind central gelegen. Diejenigen Gebilde, welche der branchialen Fläche des Randes das sie von der äußeren unterscheidende Merkmal aufdrücken, sind die Mucindrüsen, die in der Mitte der Fläche sehr zahlreich sind. Als Mitte ist diejenige Strecke zu betrachten, welche zwischen zwei Lotrechten liegt, die man sich von der Außenfläche der Randfalten durch den Rand gezogen denken muß. Hier nun sind, wie bemerkt, die Mucindrüsen sehr zahlreich. Lateralwärts dieser Mittelpartie, rechts wie links, werden die Drüsen spärlicher, um dann in den Abschnitten ganz zu verschwinden, welche nach außen von zwei Lotrechten liegen, die man sich von den bekannten weißlichen Grenzlinien branchialwärts gezogen denken muß. Die Drüsen sind stets, da sowohl, wo sie massenhaft, wie da, wo sie nur spärlich vorkommen, einzellige Gebilde, die immer vonein-

ander getrennt bleiben und durch interepitheliale Lücken münden (Fig. 52 *md*). Becherzellen kommen nicht vor.

Mit der Abnahme der Zahl der Mucindrüsen geht eine Erscheinung einher, welche sehr beachtenswert ist. Es treten nämlich in der Bindesubstanz die FLEMMING'schen Zellen, die man da, wo viele Mucindrüsen liegen, kaum wahrnehmen kann, in den lateralen drüsenarmen und drüsenfreien Partien so zahlreich auf, daß sie das mikroskopische Bild beherrschen (Fig. 52 *fs*). Sie imponieren, trotzdem sie von Muskelfasern vielfach durchsetzt sind, als eine einheitliche Masse und stehen so dicht bei einander, daß sie durch gegenseitigen Druck eine polyedrische Gestalt erlangt haben (Fig. 52). Bei schwachen Vergrößerungen erkennt man nur einen dichten Haufen von Kernen, weil der Plasmahof um dieselben relativ gering entwickelt ist. Dieser Plasmahof hat sich in Orange-Hämatoxylin orangegelb, in Bismarckbraun hellgelbbraun tingiert und erscheint bei Anwendung starker Systeme dicht granuliert. Diese Zellen nun sind auch zwischen den Epithelzellen anzutreffen. Man findet sie als vollkommen intakte Gebilde zwischen den Wimperzellen (Fig. 52), die sie auseinandergedrängt haben, in allen Höhen des Epithels, also sowohl an der Basis, wie auch in der Nähe des Wimpersaumes. Diese Erscheinungen erinnern lebhaft an die von STÖHR an verschiedenen Organen der Säugetiere beobachtete Durchwanderung von Leukocyten durch das Epithel. In den Stellen der branchialen Fläche des Randes, in denen die Mucindrüsen spärlich sind, trifft man die FLEMMING'schen Bindesubstanzzellen ebenfalls im Epithel (Fig. 52), und zwar liegen sie zuweilen mit einem Drüsenausführungsgange zugleich in derselben Epithellücke. Manchmal zeigen die im Epithel sich findenden FLEMMING'schen Zellen eine Veränderung ihres Aussehens, die lebhaft an die bei *Cardium edule* gefundenen Erscheinungen erinnert. Sie präsentieren sich nämlich auch als glänzende Körper, in denen eine Zellstruktur nicht mehr zu sehen ist, sie sind homogen und nur hie und da wie in kleine Schollen zerfallen (Fig. 52 *hk*).

Dieser ganz ungewöhnliche Reichtum der Bindesubstanz an FLEMMING'schen Zellen findet sich auch in der Bindesubstanz der äußeren Randfläche; namentlich sind es hier die distalen Hälften der Falten, welche eine große Zahl dieser Gebilde beherbergen. In der Siphosubstanz kommt diese Erscheinung nicht vor. Ein Unterschied der äußeren von der branchialen Fläche hinsichtlich der FLEMMING'sc<sup>h</sup>

ht darin, daß sie auf jener

nicht durch das Epithel zu wandern scheinen, sondern in der Bindesubstanz bleiben, wenigstens habe ich sie nie in interepithelialen Lücken angetroffen.

Hinsichtlich einer anderen Struktureigentümlichkeit der Bindesubstanz erinnert die äußere Randfläche an die Siphonen. Dicht am Epithel, ohne Interkurrenz einer homogenen Zwischenschicht, ist die Bindesubstanz nämlich intensiv gefärbt, in Bismarckbraun dunkelbraun (Fig. 50 b), in Orange-Hämatoxylin veilchenblau. Lateralwärts der Falten erstreckt sich diese Färbungseigentümlichkeit nur bis zur Grenzlinie; dort hört sie auf. Auf Mucinmassen, die hier subepithelial angehäuft wären, deutet diese Färbung nicht hin, da dieselbe nie zwischen die Epithelzellen eindringt.

Die Muskulatur bietet in Querschnitten durch den Mantelrand das Bild zahlreicher längsgetroffener Fasern, die sich kreuzen und zwar in der Richtung von innen links nach außen rechts und von außen links nach innen rechts. Quergeschnittene Muskelbündel, also solche, die in der Länge des Randes verlaufen, sind nur spärlich vorhanden und zwar nur dicht unter dem Epithel der äußeren und der inneren Fläche; an der letzteren findet man sie nur in der mittleren Partie, an der ersteren reichen sie bis zur äußeren Grenzlinie.

Es erübrigt noch die Beschreibung des Fußschlitzes (Fig. 53). Betrachtet man einen Querschnitt durch diese Stelle bei sehr geringer Vergrößerung, so erkennt man dicht an der Öffnung eine konische Falte, die nach außen in ein breites Thal übergeht, das wiederum zu einer konischen Falte führt, welche ebenso hoch ist, wie die erstere. Diese zweite Falte ist die direkte Fortsetzung der äußeren Grenzlinie (cfr. allgemeine Beschreibung). Die zweite Falte geht dann außen kontinuierlich über in die Außenfläche des Mantels. Nach innen setzt sich die Innenfläche der Innenfalte in eine unregelmäßig gewellte Fläche fort, von welcher in der Mitte ihrer linearen Ausdehnung eine kurze, kegelförmig im Schnitte aussehende Falte sich erhebt, deren Spitze gegen das Lumen des Schlitzes gerichtet ist. Durch diese Falte wird die Innenwand des Schlitzes halbiert; dieselbe endet mit einer sehr schmalen Falte, welche senkrecht in den Branchialraum hineinreicht. Die branchiale Fläche dieser Partie des Randes ist ziemlich glatt. Denkt man sich von der Innenfläche der äußeren der beiden oben erwähnten Falten eine Senkrechte branchialwärts gezogen, so trifft dieselbe den inneren Kontur des quergeschnittenen Fleckes

(cfr. allgemeine Beschreibung), dessen branchiale Fläche, wie die des Randes an dieser Stelle überhaupt, leicht konkav ist, während die Begrenzung des Fleckes gegen die Substanz des Randes eine konvexe ist. Der Fleck fällt sofort auf, als eine im Querschnitt halbmondartig gestaltete Masse von besonderer Färbung. Das Querschnittsbild einer Randhälfte am Fußschlitze gleicht einer Keule, deren Stiel vom Mantel, deren Auftreibung vom Schlitzrande gebildet wird.

Die Höhe der beiden oben erwähnten Falten beträgt etwa 0,5 mm, das Thal zwischen ihnen hat eine ungefähre lineare Ausdehnung von 0,95 mm. Die senkrecht gegen das Lumen des Schlitzes gerichtete Falte hat eine Höhe von circa 0,22 mm, die Höhe der Endfalte beträgt 0,30 mm. Von dem Innenrande des Schlitzes ist der Fleck 1 mm entfernt; er hat im Querschnitte eine Breite, also eine Ausdehnung nach außen, von 1,4 mm, während seine Dicke 0,15 mm beträgt.

Die Epicuticula wird von der ganzen äußeren Fläche dieser Gegend gebildet, ihre Ursprungsstätte erstreckt sich innen bis zu der kleinen, senkrecht gestellten Falte, branchialwärts von letzterer hat das Epithel mit der Epicuticula nichts mehr zu thun.

Wenden wir uns nunmehr zur Beschreibung der feineren Verhältnisse.

Das Epithel der beiden Falten, des zwischen ihnen gelegenen Thales sowie das Epithel abwärts der Innenfalte bis zur senkrecht stehenden Falte hat sich in außerordentlich zahlreiche Zotten gelegt. Es besteht in allen diesen Regionen aus Zellen, welche kubische Gestalt haben,  $7,2 \mu$  messen und kleine basal gelegene, kreisrunde Kerne besitzen, deren Durchmesser  $3,6 \mu$  beträgt. Ihr freier Saum ist nicht doppelt konturiert. In der proximalen Hälfte der Außenfläche der äußeren Falte sind die Epithelzellen  $12,6 \mu$  hoch; die Kerne sind längsoval, ihr Längsdurchmesser  $4 \mu$ , ihr Breitendurchmesser, welcher dem der Zelle entspricht, beträgt  $1,8 \mu$ . Nach außen von der Außenfalte sind die Zellen nur  $9 \mu$  hoch, während ihre Breite nicht zu messen ist, die Kerne sind kreisrund, haben einen Durchmesser von  $3,6 \mu$  und liegen dem freien Saume der Zellen fast dicht an.

Sekretorische Organe kommen hier nirgend vor.

Abwärts von der senkrecht gegen das Lumen des Fußschlitzes stehenden Falte, bis zur branchialwärts gekehrten Endfalte hat sich das Epithel ebenfalls in zahlreiche Zotten gelegt. Gleicht

es in seinen Größenverhältnissen dem Epithel der vorhin besprochenen Partien, so unterscheidet es sich von jenen dadurch, daß es einen ziemlich dicken cuticularen Saum besitzt. Sinneszellen sind hier ebensowenig zu erkennen, wie in den vorigen Regionen.

Auf der branchialen Fläche ist das Epithel bewimpert und gleicht vollkommen dem Wimperepithel, das bereits von der branchialen Randfläche beschrieben wurde.

Einzellige Mucindrüsen, wie solche in der übrigen Ausdehnung der Innenfläche des Randes zu beobachten waren, fehlen hier, für sie tritt vicariierend der ovale gelbliche Fleck ein. Derselbe färbt sich in Bismarckbraun dunkelbraun, in Orange-Hämatoxylin veilchenblau, in Indigkarmin-Boraxkarmin rosarot (Fig. 53 *md*), zeigt also ausgesprochene Mucinreaktion. Sein Bau erinnert lebhaft an den der von mir beschriebenen Fußdrüsen der Opisthobranchier (36); er stellt eine kompakte Masse von Drüsenzellen dar, welche eines gemeinsamen, differenzierten Ausführungsganges entbehren, ihr Sekret vielmehr an allen Punkten der von ihnen eingenommenen Partie der branchialen Fläche durch interepitheliale Lücken entleeren (Fig. 53). Trotz des Fehlens eines besonderen Ausführungsganges aber kann man die ganze Bildung als eine große Mucindrüse betrachten. Die Bindesubstanz hat hier große ovale Maschen, deren Längsachse in der Richtung vom Epithel der branchialen zum Epithel der äußeren Fläche orientiert ist. In diesen Maschen, die bis zu der früher bereits angegebenen Tiefe in die Substanz des Randes hineinreichen, liegen zahlreiche Drüsenzellen von verschiedener Größe, die oft zwei- und mehrkernig erscheinen (Fig. 53 *md*). Die Kerne sind klein und kreisrund. Das Plasma der Drüsenzellen zeigt bei Betrachtung mit starken Vergrößerungen eine sehr weite Netzzeichnung. In einer homogenen, in den erwähnten Farbstoffen hellbraun, blaßblau oder hellrosa gefärbten Grundsubstanz finden sich zarte, aber intensiv tingierte Stränge, welche zu einem weiten Maschenwerke verflochten sind. Andere Drüsenzellen zeigen deutlich einen Zerfall in kleine, sehr intensiv gefärbte Tropfen; diese Tropfen trifft man in den Lücken des wimpernden Epithels, welches das ganze Gebilde bedeckt (Fig. 53 *md*<sub>1</sub>).

## X. Pholadacea.

(Fig. 54—58.)

Untersucht wurden *Teredo navalis* L. und *Pholas dactylus* L.

### 1. *Teredo navalis*.

Der lange, wurmförmige Körper dieser Muschel geht in zwei Siphonen aus, die an ihrem distalsten Ende eine leicht gelbliche Pigmentierung besitzen. Die Öffnung des Atemsipho wird von einer geringen Anzahl kurzer Papillen umstanden.

In dem Werke von MEYER und MÖBIUS (30, p. 137) ist eine ausführliche Beschreibung der hier interessierenden, grob wahrnehmbaren Verhältnisse enthalten, auf welche ich, da ich sie in allen Punkten bestätigen kann, hiermit verweise.

Über die histiologischen Einzelheiten der Siphonen ist Folgendes auszusagen.

Die Epithelzellen der kurzen, kegelförmigen Papillen und die der Siphon-Außenfläche stimmen in allen Punkten überein. Sie sind wimperlose, cylindrische Zellen von  $14,4 \mu$  Höhe, welche einen schmalen cuticularen Saum besitzen. Die Kerne liegen basal und sind kreisrund oder oval; man erkennt in ihnen deutlich einen bis zwei Nucleoli. Pigment ist in den Zellen nur im distalsten Abschnitte der Siphonen vorhanden. Zwischen diesen indifferenten Zellen finden sich ganz außerordentlich schmale Zellen, die sehr lange, stäbchenförmige Kerne besitzen. Dieselben reichen viel tiefer in die Papillen- bez. Siphonalsubstanz hinein, als die der indifferenten, und man sieht von den Kernen bez. von den Zellen je einen fadenförmigen Fortsatz abgehen, der bis tief in die Bindesubstanz zu verfolgen ist, dessen endliches Schicksal aber nicht eruiert werden konnte. Es sind dies die Sinneszellen von *Teredo*.

Das Epithel der Siphon-Innenfläche hat dieselbe Größe wie das der Außenfläche und der Papillen; es differiert nur insofern, als es keinen cuticularen Saum besitzt.

In den Siphonen kommen in den Papillen wie auf der Außenfläche keinerlei sekretorische Apparate vor; auf der Innenfläche finden sich Mucindrüsen. Proximalwärts der Siphonen sind Mucindrüsen auch auf der Außenfläche vorhanden. Dieselben sind ein-



zellige Gebilde, welche mit schmalen Ausführungsgängen in interepithelialen Lücken münden.

Die Muskulatur besteht hauptsächlich aus zwei Retractormassen, welche in der Längsachse der Siphonen unter dem Epithel dahinziehen. In die Zotten, zu denen sich das Epithel außen wie innen gruppiert hat, strahlen die Muskeln als ziemlich kompakte Compressorbündel ein, zerfasern sich dann schnell und streben in die Nähe der Basen der Epithelzellen. Hier gewähren die letzten Muskelenden, die kurz vor dem Epithel umbiegen und sich in der Bindesubstanz untereinander verflechten, ganz dasselbe Aussehen, das ich von den Veneriden beschrieben und gezeichnet habe (cfr. Fig. 31).

Auf Querschnitten durch die Wurzel der Siphonen, welche hier verwachsen sind, erkennt man im ganzen zwei Nerventämme, von denen der eine mehr dorsal gelegene den Anal-sipho, der andere den Atemsipho versorgt.

## 2. *Pholas dactylus*.

### A. Allgemeines.

Beide Mantelhälften sind auf der ventralen Seite des Tieres von der Stelle ab, an welcher der keilförmige Fuß nach außen tritt, bis in die Nähe des hinteren Viertels der Schalen verwachsen. Die Verwachsungsmembran, welche durch eine von der Innenfläche des Mantels ausgehende Duplikatur gebildet wird, bedingt einen nur mäßigen Grad der Öffnungsmöglichkeit der Schalen. Am vorderen Ende geht die Quermembran in die Innenfläche des Mantels über. Hinten setzt sie sich unmittelbar, ohne scharfe Grenze, in die ventrale Wand des ventralen Siphos fort, während die Außenfalte des Mantelrandes — man kann nämlich die Quermembran als die Innenfalte betrachten — sich weiter am Rande der Schaleninnenfläche hinzieht, um am Rücken sich mit der Gegenseite zu vereinigen. Quermembran und Mantelrand sind pigmentlos.

Die Siphonen sind in ihrer ganzen Ausdehnung verwachsen, nur ihre Mündungen sind getrennt; der Atemsipho besitzt ein weiteres Lumen als der Analsipho. Die Verwachsungsstelle wird an der Außenwand, wie dies MEYER und MÖBIUS (80) auch für *Pholas crispata* L. angeben, durch zwei seichte, bei der Konservierung schwindende Furchen angedeutet, von denen die eine an

der rechten, die andere an der linken Seite der vereinten Siphonen zu finden ist. Bis fast in die äußerste Spitze hinein sind die Siphonen auf ihrer Außenfläche farblos, erst in dem distalsten Abschnitte zeigt sich eine unregelmäßige Pigmentierung, die gegen den Rand des Sipholumens hin sehr stark wird und von hier aus, nachdem sie auch auf die die beiden Lumina umkränzenden kegelförmigen Papillen übergegangen ist, auf die Innenfläche sich fortsetzt. Auf letzterer ist die Pigmentierung eine viel intensivere und daher dunklere, als auf der Außenfläche.

Hat man den ventralen Siphon durch einen Scheerenschnitt in der Länge gestalten und die Schalen nach außen umgeklappt, so treten diejenigen Organe zu Tage, die seit PANCERI's grundlegender Arbeit<sup>1)</sup> als Leuchtorgane bekannt sind. Das Leuchten von *Pholas* wird schon, wie PANCERI anführt, von PLINIUS erwähnt; POLI in seinem berühmten Werke „*Testacea utriusque Siciliae*“ Tom. I hat auf Taf. VIII, Fig. 1 und 6 die Leuchtorgane dieser Species abgebildet, beide Male dieselben durch beigesetzte Buchstaben hervorgehoben, in der Tafelerklärung aber auf sie nicht weiter Rücksicht genommen. Im Texte spricht sich POLI über die Bedeutung dieser Gebilde nicht definitiv aus.

Die anatomischen Angaben von PANCERI sind folgende. Drei Orte sind es, an welchen man spezielle Organe antrifft, die das Leuchten hervorbringen: 1) der obere Mantelrand bis zur Mitte jeder Schale (Fig. 54 a); 2) zwei dreieckige Flecke, welche am Eingange des vorderen (soll heißen: ventralen) Siphon zu beiden Seiten der Medianlinie gelegen sind (Fig. 54 b), und 3) zwei in die Länge gezogene, parallel zu einander verlaufende Streifen im ventralen Siphon (Fig. 54 c). Die dreieckigen Organe haben eine unebene Oberfläche oder vielmehr zeigen dadurch, daß von ihrem inneren zu ihrem äußeren Rande parallele Furchen ziehen, eine Zusammensetzung aus fünf und mehr Lappen. Die Siphonstreifen sind ebenfalls gefurcht und zwar parallel zu ihrer Querachse, die Furchen vermehren oder vermindern sich, je nachdem der Siphon sich kontrahiert oder sich ausstreckt. Besondere, für diese wie für die Leuchtorgane des Mantelrandes bestimmte Ge-

---

1) PANCERI, Gli organi luminosi e la luce dei pirosoimi e delle foladi. Atti della R. Accademia delle scienze fisiche e matematiche. Napoli 1873, Vol. V, Nr. 13.

fäße hat PANCERI nicht auffinden können. Über die Nerven, die er beschreibt, soll später gesprochen werden.

Diese in aller Kürze berichteten Angaben des italienischen Autors decken sich in fast allen Punkten mit meinen hier folgenden Befunden.

Vom Ursprunge des ventralen Siphos bis zur Papillarregion, i. e. derjenigen Partie, an welcher die Pigmentierung der Innenfläche des Siphos anfängt, trifft man zu beiden Seiten der Kiemen, auf dem Septum aufliegend, zwei Streifen, die, als ganz schmale Striche beginnend, allmählich eine Breite von mehreren Millimetern erlangen, sich an ihrem distalen Ende wieder verjüngen, um an der Pigmentgrenze als ganz feine, schwer wahrnehmbare Linien zu verschwinden. Sie haben am lebenden Tiere ein milchweißes Aussehen und prominieren über die Oberfläche nicht unbedeutend. Im dorsalen Siphos fehlen diese Streifen vollkommen.

Die seitlichen Flecken haben nicht immer dreieckige Gestalt, wie PANCERI angiebt; manchmal sind sie viereckig, manchmal ganz unregelmäßig gestaltet.

Bezüglich der Organe, welche am vorderen Mantelrande sich finden, ist zu bemerken, daß dieselben breit beginnen, sie folgen dann der Biegung des Mantels und laufen gegen die Mitte der Schale zu spitz aus.

Alle drei Organpaare besitzen, wie PANCERI ganz richtig hervorgehoben hat, eine gefurchte Oberfläche.

Ist das Tier in Ruhe, so bringt es durchaus kein Leuchten hervor, schüttelt man dagegen das Wasser, in dem es sich befindet, stark, so sieht man leuchtende Wolken aus seinem Atemsiphos<sup>1)</sup> herauskommen, die schließlich das Wasser selber leuchtend machen. Den Beweis dafür, daß die oben beschriebenen drei Organpaare es sind, welche dieses Phänomen hervorrufen, hat PANCERI in folgender Weise geführt. Entfernte er nämlich die von ihm als Leuchtorgane betrachteten Gebilde mittelst des Messers und wusch er darauf sorgfältig das operierte Tier mit Wasser, so blieb jede Leuchterscheinung auch bei größtem Reize aus.

Von den anderen Experimenten, die er über die Leuchtorgane

---

1) PANCERI spricht fälschlicherweise immer von einem „sifone anteriore“. Ein Siphos anterior existiert nicht, sondern nur ein Siphos inferior und ein Siphos superior.

angestellt hat, seien folgende hier noch erwähnt. Am toten Tiere konnte er das Leuchten der dreieckigen Flecke selbst dann noch wahrnehmen, als die faulige Zersetzung bereits begonnen hatte; in einem Falle sogar noch 6 Tage nach dem Tode. Wasser, destilliertes wie gewöhnliches, erhält nach ihm längere Zeit die Leuchtkraft der Organe, während Alkohol und Äther ungünstig einwirken.

Meine eigenen, in einem mir von der Verwaltung der „Zoologischen Station“ bereitwilligst zur Verfügung gestellten Dunkelmantelgemachten Beobachtungen ergaben die folgenden Resultate.

Öffnet man an einer lebenden Pholas durch einen Längsschnitt den Atemsipho und den Mantel, so hat man im verdunkelten Zimmer den Anblick des Leuchtens. Und zwar treten in den meisten Fällen bei den aus dem Wasser herausgenommenen Tieren zuerst die dreieckigen Flecken, dann die Siphonalstreifen und zuletzt der Mantelrand leuchtend hervor. Das Licht ist schwach, ein bläuliches Weiß. Reizt man nunmehr die geöffnete Pholas mit einer Scheerenspitze, einem Skalpelli oder irgend einem anderen Instrumente, indem man über die ganze Innenfläche des Tieres häufig hinüberstreicht, so verbreitert sich die Lichterscheinung bedeutend. Bei anhaltender Fortsetzung des Reizes leuchtet dann die ganze Muschel, die Farbe wird dabei intensiv milchweiß, und der leuchtende Stoff, welcher flüssiger Natur ist, geht über auf das Instrument und auf die Finger des Beobachters. Unerläßliche Bedingung, um eine solche Ausdehnung des Phänomens zu erhalten, ist, daß man anhaltend mit dem Instrumente über die geöffneten Partien hinstreicht. Daraus glaube ich schließen zu dürfen, daß es nicht der mechanische Reiz als solcher ist, welcher die allmählich zunehmende Ausdehnung des Leuchtens bewirkt, sondern daß der ausgeübte Druck, der, sei er auch noch so gering, bei der oben angegebenen Untersuchungsweise gar nicht vermieden werden kann, als die Ursache der Ausbreitung zu betrachten ist. Durch den Druck nämlich wird allmählich der das Leuchten hervorbringende Stoff aus den Organen gepreßt; er gelangt über die gedrückten Stellen vermöge seiner flüssigen Beschaffenheit, und so kommt es zuwege, daß selbst die Finger des Beobachters schließlich zu leuchten anfangen. Ließ ich eine Anzahl der geöffneten Tiere, nur mit einem Glase bedeckt, stehen, so konnte ich, ganz wie PANCERI, noch nach Tagen, als schon Fäulnis eingetreten war, durch erneutes Überstreichen das Phänomen hervorrufen. Doch

war nunmehr die Lichterscheinung bei weitem nicht so schön und so intensiv, wie am frischen Tiere.

Wenn man die Organe, welche den leuchtenden Stoff produzieren, in verschiedenen Flüssigkeiten untersucht, so erhält man ganz verschiedene Resultate. In Alkohol absolutus, Alkohol von 90 Proz., in Äther + Alkohol absolutus und in Glycerin tritt kein Leuchten ein, wenn man die Organe mit der Flüssigkeit enthaltenden Gefäße ordentlich schüttelt, die Leuchtkraft erlischt unmittelbar nach dem Einbringen der Teile in die genannten Reagentien. In reinem Äther sulfuricus entsteht ein leichtes Aufleuchten, das bald vollständig verschwindet. Schüttelt man die Organe in einer 33-proz. Lösung von Kali aceticum, so bekommt man einen schwachen Schimmer, welcher denselben Eindruck erweckt, wie wenn man in tiefdunkler Nacht in sehr weiter Ferne ein Licht schimmern sieht. In Chloroform leuchten die Organe heller auf als in der vorigen Flüssigkeit, und es verteilt sich die leuchtende Substanz in geringem Grade in dem Reagens, so daß man dieses beim Schütteln des Gefäßes ein wenig schimmern sieht. Intensiv wird die Verteilung und intensiv das Leuchten dagegen in Aqua destillata und ganz besonders in Aqua communis. In diesen Flüssigkeiten ist nach kurzem Verweilen der Organe die leuchtende Masse verteilt, ein Schütteln der Gefäße ist nicht notwendig, ihr Inhalt leuchtet von selbst, und in dem leuchtenden Wasser sieht man wie helle Sterne die Leuchtorgane schweben.

In einer Reihe von Mitteilungen, die sich auf die letzten vier Jahre erstrecken, hat RAPHAEL DUBOIS<sup>1)</sup> eine Erklärung für die Leuchterscheinungen gegeben, welche der von PANCERI vertretenen und von mir angenommenen widerspricht. In dem Aufsätze, welcher in den Berichten der Pariser Akademie, Bd. 107, abgedruckt ist, stellt DUBOIS, sich anlehnend an eine kurz vorher in der Société de biologie (1888) unter dem Titel „Sur la production de la lumière chez le Pholas dactylus“ veröffentlichte Mitteilung, die Behauptung auf, daß es nicht das Sekret der PANCERI'schen Or-

---

1) RAPHAEL DUBOIS: Comptes rendus de l'académie des sciences. Paris, Bd. 107, 10. September 1888; ibidem Bd. 109, 5. August und 9. August 1889; ibidem Bd. 111, 25. August 1890.

Ferner in: Comptes rendus de la société de biologie. Paris, Série VIII, Tome IV, 1887, pg. 564 ff., und Mémoires, ibidem „Les vacuolides“, sowie dieselbe Zeitschrift, Série VIII, Tome V, 1888, pg. 451 ff. und pg. 714 ff., und ibidem Série IX, Tome I, pg. 521 ff. und pg. 611 ff.

gane sei, durch welche das Phänomen des Leuchtens hervorgebracht werde, sondern daß das Leuchten nur durch die Symbiose eines Mikroorganismus, des von ihm entdeckten „Bacillus Pholas“ (in der Mitteilung in der Société de Biologie 1889 spricht er von einem „Bacterium Pholas“) mit der Muschel zustande komme. In den Comptes rendus, Tome 107, pg. 502, heißt es wörtlich: „ . . . . . nous avons fait connaître . . . . . à l'état normal, dans les parois du siphon des Pholas dactylus, de micro-organismes (Bacillus Pholas) qui donnent une belle lumière lorsqu'on les cultive dans un bouillon préparé avec les tissus phosphorescentes de l'animal vivant. Ces tissus contiennent, en effet, la substance que nous nommons provisoirement luciférine, sur laquelle le ferment porte son action. La réaction nécessite en outre, pour s'effectuer avec production de lumière, un milieu convenable; il doit être salé et alcalinisé dans des proportions déterminées. Pendant la vie, le bouillon est fourni par l'animal, qui le modifie suivant les cas; il n'est pas le même chez le mollusque au repos, qui ne brille pas, et chez lui qui est excité et rejette au dehors une abondante quantité de liquide phosphorescent. On est donc, chez le Pholas dactylus, en présence d'un nouveau cas de symbiose . . . etc.“ In den Berichten der Société de biologie, Série IX, Tome I, pg. 613 heißt es mit anderen Worten ähnlich: „1°. La phosphorescence du Pholas dactylus est le résultat d'une fermentation. 2°. Le ferment n'est pas une diastase sécrétée par l'animal, mais un ferment figuré symbiotique (Bacterium pholas). 5°. Ces organes ne brillent jamais spontanément, mais seulement lorsque l'animal vivant est excité fortement (was PANCERI bereits nachgewiesen hatte). Le parasite physiologique prend alors une activité particulière, grâce aux modifications provoqués dans les organes lumineux par l'excitation.“

A priori ist die Möglichkeit nicht abzuweisen, daß ein Bacillus, der in Pholas anzutreffen ist, teilhat an dem Phänomen des Leuchtens; solche phosphorescierende Mikroorganismen sind ja längst bekannt. Das Leuchten, das man in verschiedenen Meeren zu sehen Gelegenheit hat, wird häufig ebenfalls durch ein Bacterium produziert. So wurde z. B. vor mehreren Jahren von Herrn HERMES, dem Direktor des Berliner Aquariums, ein leuchtender Mikroorganismus aus der Südsee rein gezüchtet; sowohl die Kulturen wie die mit denselben geimpften toten, vorher sterilisierten Fische zeigten ein sehr intensives Leuchten.

Aber, um auf die DUBOIS'sche Auseinandersetzung zurückzu-



kommen, durch die Anwesenheit jenes Bacillus ist noch nicht dargethan, daß die PANCERI'schen Organe nicht eigene Leuchtkraft besitzen. Diesen Beweis hat DUBOIS in jenen Aufsätzen, aus denen die wörtlich hier wiedergegebenen Auseinandersetzungen stammen, wie auch in seinen anderen Mittheilungen nicht geliefert. Die Lebenserscheinungen seines Bacillus hat der Autor eingehend studiert, aber die Experimente, welche die photogene Indifferenz der PANCERI'schen Organe hätten beweisen sollen, ist er schuldig geblieben. Und diesen Beweis zu liefern, muß für DUBOIS wohl unmöglich gewesen sein, denn in seiner letzten mir vorliegenden Mittheilung, welche den hier interessierenden Gegenstand behandelt (*Comptes rendus*, T. 111, 25. Aug. 1890, pg. 363 ff.), schränkt er seine Behauptung über die Bedeutung des Bacillus für das Leuchten bedeutend ein. In einer Anmerkung heißt es nämlich wörtlich: „ . . . . je me suis assuré que, si ce mollusque (d. h. Pholas) peut parfois contenir dans son siphon des micro-organismes lumineux symbiotiques, qui m'avaient fait croire tout d'abord à l'existence d'un ferment soluble dans le mucus sécrétée par cet organe, il possède aussi une luminosité propre, prenant naissance dans toute la couche, que j'ai décrite sous le nom de couche neuro-conjonctive. Le tissu photogène n'est pas limité aux cordons et aux triangles de POLI et ceux-ci ne méritent pas le nom d'organes lumineux proposé par PANCERI, bien que la lumière s'y manifeste avec plus d'intensité qu'autre part. Ce sont, comme je l'ai indiqué ailleurs des organes sécréteurs, qui semblent en outre destinés à laisser échapper des éléments migrants bourrés de granulations arrondies (vacuolides). J'ai reconnu que les éléments migrants étaient les véritables agents de la luminosité propre de la Pholade, laquelle doit être distinguée de la luminosité symbiotique ou parasitaire.“

Sehen wir hier von den histiologischen Angaben ab, die in dem citierten Abschnitte über den „couche neuro-conjonctive“ und über die auswandernden Elemente enthalten sind, so dünken mich die übrigen Bemerkungen für die Erklärung des Leuchtphänomens insofern von großer Wichtigkeit, als sie die Bedeutung des Bacillus in einem ganz anderen Lichte erscheinen lassen. DUBOIS sagt „parfois“, „bisweilen“ kann im Siphon von *Pholas dactylus* sein Bacillus vorkommen; bisweilen kann er also fehlen, in letzterem Falle ist das Leuchten auf die eigene Leuchtkraft des Tieres zurückzuführen. Mir will scheinen, als wenn mit diesem Zugeständnisse der eigenen Leuchtkraft die Rolle, welche der Bacillus

zu spielen hat, eine ganz nebensächliche geworden ist. Sind die Organe des Tieres imstande, einen Stoff zu produzieren, der im Dunkeln *proprio motu*, d. h. ohne Dazwischenkunft eines fremden Organismus, leuchtet, dann kann fernerhin logischerweise von einer durch Symbiose hervorgebrachten Leuchterscheinung nicht mehr die Rede sein. Leuchten die Teile des Tieres auch ohne Bacillus, so ist dessen Anwesenheit eine rein zufällige, für den physiologischen Vorgang dann vollständig gleichgiltige. Das Leuchten kann durch den Bacillus vielleicht (!) beeinflusst werden, durch ihn hervorgebracht aber wird es sicher nicht. Ja, man kann in der Kritik noch weiter gehen und sagen, daß es nunmehr, nachdem das eigene Leuchtvermögen von *Pholas* bewiesen ist, höchst zweifelhaft geworden, ob der Bacillus *Pholas DUBOIS* seinerseits überhaupt eigenes Leuchtvermögen besitzt. Die leuchtenden Reinkulturen, welche DUBOIS angefertigt, liefern nun gar keinen Beweis mehr. Der Bacillus kann während seines Verweilens im Branchialsipho der Muschel von den leuchtenden Substanzen Teile in irgend einer für uns durchaus nicht erkennbaren Form in sich aufgenommen und aufgespeichert und dadurch selber das Vermögen zu leuchten erlangt haben, das ihm ursprünglich höchst wahrscheinlich gar nicht innewohnte. Der Beweis, ob diese Vermutung — denn nur als solche möchte ich den obigen Gedanken hinstellen — richtig ist oder nicht, wäre so zu führen, daß man ausprobt, ob der Mikroorganismus seine Leuchtkraft noch nach vielen Generationen unverändert beibehalten hat, oder ob sich diese Eigenschaft verliert und erst dann sich wiederherstellt, wenn derselbe von neuem in eine *Pholas* gebracht wurde. Soviel ich weiß, hat DUBOIS solche Experimente, die eigentlich ziemlich nahe lagen, nicht angestellt. Indessen wie dies auch sein mag, so viel hat die Kritik der DUBOIS'schen Angaben festgestellt: es kommt der *Pholas dactylus* ein eigenes Leuchtvermögen zu. Nun sagt DUBOIS in der zweiten oben citierten Stelle, daß die PANCERI'schen Organe, obgleich an ihnen das Phänomen deutlicher hervortritt als an anderen Körperteilen, dennoch nicht den Namen „Leuchtorgane“ verdienen. Für diese Behauptung vermisste ich jeglichen Beweis. Daß die betreffenden Organe Sekretionsorgane sind, hat PANCERI selber und nicht erst DUBOIS angegeben; jener Autor nennt sie „*organi speciali che si illuminano in particolari casi e producono anche, a modo di secrezione, una materia lucente*“ (l. c. pg. 41). Es sollen nun nach DUBOIS nicht die Organe selber leuchten, sondern Elemente, die aus ihnen auswandern, sollen die Träger des Leuchtstoffes

sein. Aber woher diese Elemente stammen, sagt DUBOIS gar nicht. Denn die von ihm sogenannten „Vacuoliden“ hat er hinsichtlich ihrer Herkunft bei Pholas nicht näher studiert, wenigstens nichts Genaues darüber publiziert. (Der Aufsatz „Les vacuolides“ in *Mémoires de la société de biologie* 1887 handelt nicht mit einem Worte von Pholas.) Sind die sogenannten Vacuoliden Gebilde, welche mit den Leukocyten der Vertebraten in Analogie zu bringen sind, so wäre es doch wunderbar, warum gerade hier, an diesen drei Organpaaren, die Auswanderung hauptsächlich statthat und nicht auch an anderen Körperpartieen. Und sind es Gebilde *sui generis*, um die es sich bei diesen Auswanderern handelt, dann ist durch DUBOIS nicht gesagt, wo sie entstehen und warum sie wiederum nur hier austreten. Denn daß der Austritt der leuchtenden Massen nur von der Oberfläche der PANCERI'schen Organe aus statt hat, das beweisen die Versuche von PANCERI und mir. Um zu wiederholen, was ich oben ausgeführt: der beim Experimentieren auf diese Stellen ausgeübte Druck preßt das Sekret aus, das, weil es flüssig ist, sich über die anderen Körperteile und über die Instrumente verbreitet.

Der Versuch also, die drei PANCERI'schen Organpaare ihrer von PANCERI ihnen vindizierten Funktion zu entkleiden, ist entschieden als mißlungen zu bezeichnen; die von dem trefflichen italienischen Forscher gemachten physiologischen Angaben bestehen vielmehr ungemindert zu Recht.

Damit soll übrigens kein verwerfendes Urteil über die anderen Experimente von DUBOIS gegeben sein. Seine Ausführungen namentlich in Tome IV, Série VIII der „*Comptes rendus de la société de biologie*“ vom Jahre 1887 sind von hohem Interesse. Auf diese Ausführungen hier näher einzugehen, würde zu weit führen, da dieselben sich auf einem Gebiete bewegen, welches mit den hier ventilirten Fragen kaum einen Zusammenhang besitzt.

Eine sehr interessante Thatsache ist an unserer Species von RAPHAEL DUBOIS <sup>1)</sup> berichtet worden, nämlich die Empfindlichkeit von Pholas auf verschiedene Lichteindrücke. Der Autor sagt (*Comptes rendus der Pariser Akademie*, T. 109, 5. Aug. 1889, pg. 233): „le passage de l'obscurité à la lumière ou de la lumière à l'obscurité, un léger nuage du fumée, suffisent pour provoquer

---

1) Die früher citierten Mittheilungen dieses Autors enthalten auch die jetzt zu besprechenden Angaben.

une contraction plus ou moins brusque du siphon.“ In der Nummer vom 19. August desselben Bandes der Comptes rendus giebt er dann eine ausführliche Analyse dieser Erscheinung, indem er den Einfluß der Temperatur, der Ermüdung, der Dauer und Intensität der Belichtung, sowie der verschiedenen Teile des Spektrum auf dieselbe prüft. Der Umstand, daß Pholas keinerlei augenähnliche Organe besitzt, führt ihn dazu, hier eine „photodermatische“ Funktion anzunehmen, für die er eine besondere anatomische Einrichtung gefunden zu haben glaubt.

Über diesen letzten Punkt, da er auf die feinere Struktur der Siphonen Bezug hat, will ich mich erst bei der speziellen Beschreibung äußern; hier soll nur das folgen, was ich selber über den physiologischen Vorgang habe eruieren können.

Die Angabe von DUBOIS, daß Pholas lichtempfindlich ist, kann ich vollkommen bestätigen.

In den mir in der Neapler Station zur Verfügung stehenden Bassins, deren Boden etwa 5 cm hoch mit Meeressand bedeckt war, befand sich eine große Menge der verschiedensten Arten von Acephalen. Die Siphoniaten unter ihnen hatten sich in den Sand eingegraben und streckten ihre Siphonen aus demselben heraus: ein Zeichen, daß sie sich sehr wohl befanden; die Limen schwammen umher oder hatten Nester gebaut. Lenkte ich nun bei Nacht mittelst eines Reflektors das von einer Petroleumlampe ausgehende Licht auf die Siphonen einer Tellina, Venus, Tapes oder Solen, so war der Effekt gleich Null. Die Tiere kehrten sich gar nicht daran, ob die Siphonen grell beleuchtet wurden oder ob sie dunkel blieben; die Siphonen bewegten sich in dem einen wie in dem anderen Falle ruhig umher, und nichts deutete darauf hin, daß das Licht auch nur den geringsten Eindruck machte. Ebenso erfolglos war die Beleuchtung einer Lima. Anders aber verhielten sich die Exemplare von Pholas. Sobald der vom Reflektor ausgehende Lichtkegel auf die Siphonenden von da, wo die Papillen sitzen, bis zu der Stelle der Außenfläche, wo das Pigment aufhörte, fiel, zogen sich dieselben lebhaft, ja man kann fast sagen, krampfhaft zusammen. Und zwar wurden die Papillen nach innen gezogen, die Öffnungen der Siphonen schlossen sich, und letztere nahmen an ihrem Ende eine gerundete Form an. Wurde eine nicht pigmentierte Stelle des Siphos oder des Mantels beleuchtet, so war ein Effekt nicht zu erzielen. Wurde der Reflektor entfernt, so dehnten sich die Siphonen aus, um bei neuer Belichtung sich von neuem zusammenzuziehen. Der scharfe Gegensatz, der

sich so zwischen Pholas und den übrigen Muscheln dokumentiert, deutet entschieden auf eine Lichtempfindlichkeit der Papillar- und Pigmentregion der Siphonen hin. Wollte man die Reaktion, welche Pholas zeigt, auf eine wenn auch noch so minime Wärmestrahlung zurückführen, dann bliebe es unerklärlich, warum nicht die anderen hier erwähnten Arten eine gleiche Empfindlichkeit offenbarten.

Für meine Zwecke glaubte ich mich mit dieser Bestätigung der schönen Beobachtung von DUBOIS begnügen zu können. Pholas, die einzige Muschel, welche leuchtet, ist zugleich unter all den Acephalen, welche keine besonderen Sehorgane besitzen, die einzige Species, bei der eine Lichtempfindlichkeit sicher nachgewiesen ist.

Ich komme zur Beschreibung des Nervensystems der Art, soweit dasselbe uns hier interessiert.

Vom Visceralganglion gehen ab nach vorn die beiden Konnektive, deren Ursprungsweise hier eine ganz eigentümliche ist. Von den vorderen Ecken des Ganglion nämlich entspringen zwei zarte Nervenstämmchen, die, nach vorn konvergierend, sich zu einem kleinen Ganglion vereinigen und sich vielleicht in demselben kreuzen. Erst aus diesem Ganglion kommen die Cerebro-visceral-konnektive heraus. Von den Seiten des Visceralganglion gehen ab die beiden Branchialnerven. Von den hinteren beiden Winkeln kommt jederseits ein starker Nervenstamm, der Fasern für die Siphonen und den Mantel führt. Von der Innenfläche desselben entspringt ein Nerv, der zum Analsipho geht und wahrscheinlich auch den hinteren Schließmuskel versorgt. Dann zweigt sich von derselben Seite ein Nerv für das Septum und ferner einer für den Branchialsipho ab. Die Ursprungsstelle des letzten Astes ist durch eine kleine gangliöse Anschwellung ausgezeichnet. Es erhalten also der Analsipho zwei, das Septum zwei und zwar die stärksten, und ebenso der Branchialsipho zwei Hauptnerven, welche sich dann in der Substanz der betreffenden Regionen weiter verzweigen. Der Rest des Hauptstammes zerfällt dann dichotomisch. Von den beiden Endästen versorgt der innere Ast die hintere Partie des Mantels, während der äußere im Bogen nach vorn geht und, im Mantel verlaufend, diesen innerviert.

Die durch eine Kommissur verbundenen beiden Cerebralganglien entsenden die beiden Konnektivpaare und je nach vorn zwei Äste, von denen der innere den vorderen Schließmuskel versorgt,

der äußere nach hinten umbiegt und sich im Mantelrande verzweigt. Wahrscheinlich vereinigt sich dieser Nerv mit dem gleich verlaufenden, der vom Visceralganglion stammt.

Diese meine Darstellung weicht in einigen Punkten sowohl von der ab, welche PANCERI, wie von der, welche DUVERNOY gegeben hat. Nach dem letzteren Autor (10; XXVI Monographie) geht von den hinteren Winkeln des Visceralganglion ein einfacher Nervestamm, sein „palléal postérieur“, ab, welcher unter dem Retractor der Siphonen in drei Zweige zerfällt. Von diesen innerviert der eine den genannten Muskel, der zweite versorgt den Analsipho, während der dritte Ast „dépassé la cloison des deux tubes, arrive à la paroi supérieure du tube inférieur et se distribue dans son premier tiers“ (l. c. pg. 152). Diese Angaben sind nach meinen Untersuchungen nicht richtig. Abgesehen davon, daß DUVERNOY die beiden besonderen Septalnerven nicht gesehen zu haben scheint, deren Existenz Querschnitte durch die Siphonen außer allen Zweifel setzen (Fig. 56 n), so spricht für die Flüchtigkeit seiner Schilderung, daß er den Mantelnerven weder erwähnt noch zeichnet.

Sorgfältiger sind die Angaben von PANCERI. Nach ihm ist das Verhältnis so, daß jeder der beiden von den hinteren Winkeln des Visceralganglion kommenden Nerven nach kurzem Verlaufe zu einem kleinen Ganglion anschwillt, von welchem zuerst zwei Nerven sich abzweigen, welche zusammen mit den beiden Siphonararterien den siphonalen Leuchtorganen entlang verlaufen und

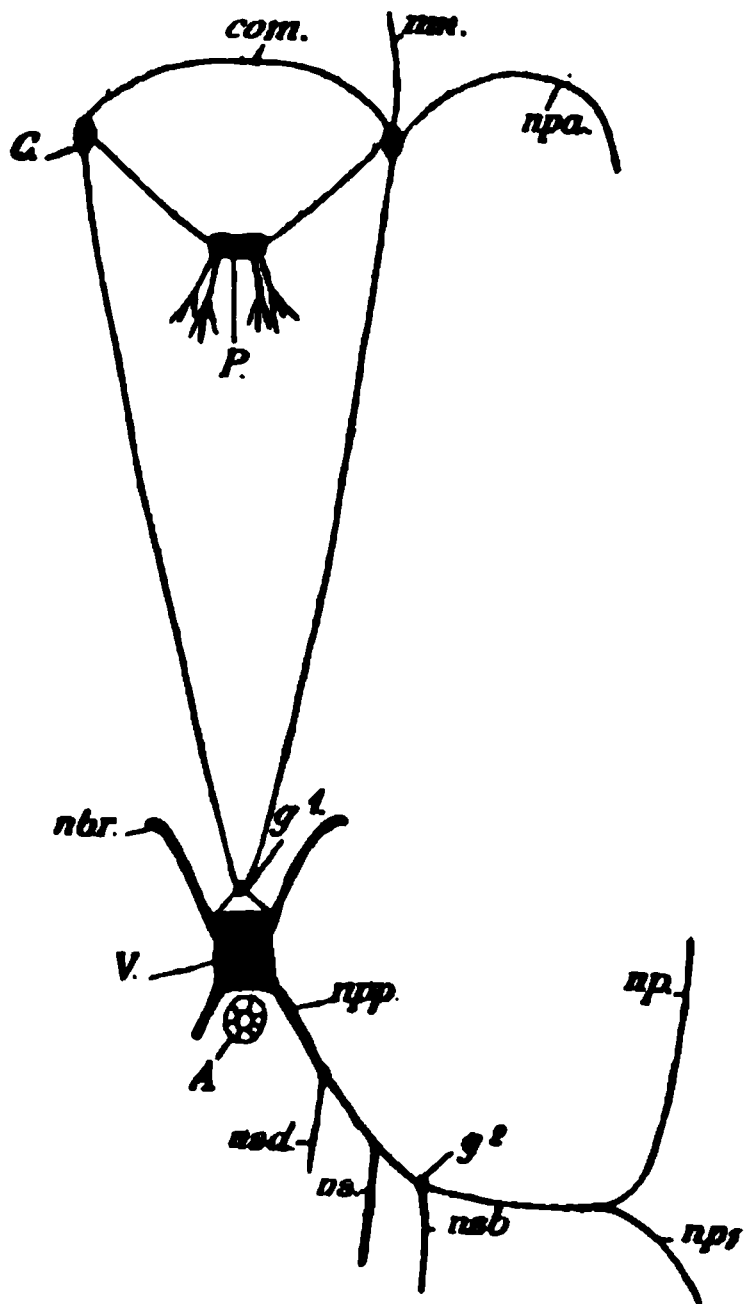


Fig. V.

Schematische Darstellung des Centralnervensystems von *Pholas dactylus*.

C. Cerebral-, P. Pedal-, V. Visceralganglion; com. Commissur; nbr. Kiemennerv; npp. Nervus pallialis posterior; nsd. Analsiphonerv; ns. Septumnerv; nsb. Branchialsiphonerv; np. und np<sup>1</sup>. Mantelnerv; npa. Nervus pallialis anterior; nm. Muskelnerv; g<sup>1</sup>. und g<sup>2</sup>. accessorische Ganglien; A. Afterpapille.



diese durch zahlreiche Seitenzweige innervieren. Das sind nach meiner Darstellung die Septalnerven, die, weil die siphonalen Leuchtorgane auf dem Septum liegen, selbstverständlich auch diese Organe versorgen müssen. Der andere, vom accessorischen Ganglion stammende Nerv teilt sich nach PANCERI in vier Zweige, welche den Branchialsipho und durch einen kleinen Nebenzweig auch die dreieckigen Organe innervieren. Von dem Ganglion geht außerdem ein feines Reiserchen ab, das sehr nahe bei dem vorderen Winkel der dreieckigen Organe vorbeizieht, ohne mit denselben in Verbindung zu treten.

An dieser Darstellung ist zunächst das unrichtig, daß die im Septum sich verzweigenden Nerven von einem accessorischen Ganglion entspringen; ein solches ist nur an der Ursprungsstelle des für den Branchialsipho bestimmten Nerven vorhanden. Dann hat PANCERI den Abgang des Analsiphonerven überhaupt nicht gesehen. Hinsichtlich seiner Angaben über die Innervation der dreieckigen Flecke kann ich ein abschließendes Urteil leider nicht abgeben, da ich den von den Branchialsiphostämmen kommenden Zweig nicht wahrgenommen habe.

### B. Spezielle Beschreibung.

Die Siphopapillen, vom lebenden Tiere abgeschnitten und frisch in Seewasser untersucht, erscheinen wie ein mit zahlreichen Zweigen besetzter Baum. Ihr epithelialer Belag entbehrt der Wimpern; der nicht sehr dicke cuticulare Saum derselben wird von Sinnesborsten überragt, die man allerdings erst bei Anwendung starker Tauchlinsen erkennen kann. Sie gleichen kurzen Dornen, die ziemlich breit dem cuticularen Saume der Epitheldecke aufsitzen und schnell spitz zulaufen.

Im Mazerationspräparate erkennt man, daß die Sinneszellen vollkommen dem Typus der FLEMMING'schen Pinselzelle entsprechen. Die indifferenten Zellen der Außenfläche und der Innenfläche der Siphonen — die Leuchtorgane sollen später gesondert besprochen werden — sind entweder pigmentiert oder pigmentfrei. Die pigmenthaltigen Epithelzellen sind cylindrische, mittelgroße, schmale Gebilde mit schmalem cuticularem Saume, deren kreisrunde Kerne im basalen Abschnitte der Zellen gelegen sind. Der distal vom Kerne sich findende Abschnitt einer Zelle der Siphonaußenwand wird vom Pigmente ziemlich dicht erfüllt. Die indifferenten pigmenthaltigen Zellen der Innenfläche sind dagegen in ihrer ganzen Aus-

dehnung mit dem körnigen Pigmente erfüllt, so daß der Kern von demselben fast völlig verdeckt wird. Die nicht pigmentierten Zellen sind wenigstens um ein Drittel länger als die pigmentierten und sind schmale, keulenförmige Gebilde. Während die wurzelförmige Ausfaserung der Pigmentzellen deutlich entwickelt ist, ist sie bei den nicht pigmentierten kaum angedeutet vorhanden. Die letzteren haben einen breiten, cuticularen Saum, der so widerstandskräftig ist, daß er stellenweise in Gestalt einer homogenen Membran im Mazerationspräparate von den unter ihm gelegenen Zellen abgerissen ist; letztere erscheinen dann auf ihrer peripheren Fläche wie gezähnt. Der breite Teil der Keule liegt der Cuticula an, der schmale Teil, der etwa die Hälfte der Zelle ausmacht, ist oft leicht gebogen; er enthält den schmalen, ovalen Kern.

Schnittpräparate zeigen folgende Einzelheiten:

Die Papillen der Siphonen besitzen  $7,2 \mu$  hohe und  $3,6$  bis  $5,4 \mu$  breite indifferente Epithelzellen, deren cuticularer Saum höchstens  $0,9 \mu$  dick ist. Vielfach sind die Zellen pigmentiert; die Verteilung des Pigmentes ist hier die gleiche, wie sie vorhin für die indifferenten Zellen der Siphon-Innenwand beschrieben wurde. Das Pigment erfüllt nämlich ebenfalls in Form sehr kleiner, bei durchfallendem Lichte dunkelgelb oder braungelb aussehender Körnchen die Zellen von ihrem freien Rande bis zur basalen Endigung so dicht, daß auch der Kern von ihm vollständig verdeckt wird. Die Kerne der nicht pigmentierten indifferenten Zellen zeigen eine starke Körnelung und einen deutlichen Nucleolus. Die Pinselzellen sind ganz schmale Gebilde mit stäbchenförmigen, intensiv gefärbten Kernen, an deren basale Endigung man, allerdings nur bei Anwendung stärkster Vergrößerung, eine feine Faser herantreten sieht, deren Ursprung aus dem in der Achse der Papillen verlaufenden Nerven gelegentlich zu erkennen ist.

Die Binde substanz der Papillen, im allgemeinen den gewöhnlichen Charakter des engmaschigen Gewebes wie meistens bei den Acephalen darbietend, ist dicht an dem epithelialen Belage homogen. Hier sieht man nun, ganz wie bei den Veneriden, die letzten Ausläufer der Muskelfasern in Form kleiner Stippchen, also teils strichförmiger, teils punktartiger Gebilde, in der Nähe der basalen Endigungen der Zellen. Wie bei den Veneriden ist auch hier zu konstatieren, daß diese Endfibrillen vor den Epithelenden umbiegen und sich untereinander verflechten; mit den Epi-

thelzellen aber treten sie in keine Verbindung, wie ich noch ganz besonders betonen möchte.

Sekretorische Apparate kommen in den Papillen nicht vor.

Eine auf den ersten Blick wahrnehmbare Differenz zwischen der Außen- und der Innenfläche der Siphonen läßt sich kurz dahin präzisieren, daß die innere Fläche in ihren distalen Partien ein viel pigmentreicheres Epithel besitzt, als die äußere, und daß ferner die Epithelien der Innenfläche sich zu nur wenigen kleinen, niedrigen Zotten gruppiert haben, während außen die Zottenbildung eine weit entwickeltere ist. Sie ist außen so stark, daß schon bei makroskopischer Betrachtung der Schnitte wie des konservierten Materiales diese Fläche wie mit kleinen Wärzchen besetzt erscheint.

Es soll zunächst die feinere Beschaffenheit der Siphon-Innenfläche und zwar in der Papillarregion beschrieben werden, d. h. derjenigen, welche distal von den Enden der Leuchtorgane gelegen ist.

Das Epithel, über dessen Pigmentgehalt das Nötige schon weiter oben gesagt wurde, besteht aus indifferenten Zellen, die bedeutend länger sind als die der Papillen; dieselben sind frei von Wimpern. Ihre Länge schwankt zwischen  $28,8\ \mu$  und  $43,2\ \mu$ , von welchem Maße  $2\ \mu$  auf den cuticularen Saum entfallen, die Breite schwankt zwischen  $3,6$  und  $7,2\ \mu$ ; die längeren Zellen sind die pigmentfreien. Die Kerne, meist kreisrund, selten oval, sind basal gelegen und lassen mehrere Nucleoli erkennen; ihre Durchmesser schwanken zwischen  $1,8$  und  $5,4\ \mu$ . Die Sinneszellen, welche nicht allzu reichlich vorhanden zu sein scheinen, sind deutlich zwischen den indifferenten zu unterscheiden. Sie sind hier dadurch ausgezeichnet, daß ihre stets intensiv gefärbten Kerne noch jenseits der basalen Endigung der indifferenten Zellen in der Substanz des Siphos zu sehen sind (Fig. 55 *ss*). Die in Mazerationspräparaten wahrnehmbare, durch die Kerne bedingte spindelförmige Anschwellung der Zellen ist auch im Schnitte zu erkennen. Der distal vom Kerne gelegene Abschnitt der Sinneszellen, der auf seinem freien Saume die, hier durch die Konservierung zerstörten, Sinnesborsten trägt, ist ganz außerordentlich schmal, fast fadenförmig und kann daher nur mit Mühe zwischen den indifferenten erkannt werden (Fig. 55). Nach innen zu geht die kernhaltige Anschwellung dieser Zellart in eine allerfeinste Fibrille über (Fig. 55 *nf*), deren endliches Schicksal, im Gegensatze zu den gleichen Gebilden in den Papillen, nicht eruiert werden konnte.

Die indifferenten Zellen zeigen zuweilen sehr deutlich ihre wurzelförmige Ausfaserung auch im Schnitte. In die Nähe dieser Zellenden treten feine Muskelfibrillen, die man deutlich von den Bündeln des Constrictor und teilweise auch des Retractor sich abzweigen sieht. Nicht immer sind diese Endfibrillen in ihrer ganzen Ausdehnung zu verfolgen, sondern sind nur, da sie vielfach wellig verlaufen, gewissermaßen als kleine Fragmente, Stippchen, in der Ebene eines Schnittes vorhanden. Deutlicher als in den Siphopapillen und auch deutlicher als bei den Veneriden erkennt man hier, daß eine Vereinigung von Epithelzelle und Muskelfibrille nicht statthat. Ist an jenen Stellen eine derartige Auffassung nur mit Mühe abzuweisen, so ist hier leicht zu erkennen, daß die Fibrillen kurz vor dem basalen Ende der Epithelzellen zurückbiegen und sich untereinander und mit den Fibrillen des Bindegewebes, von welchen sie bei Anwendung geeigneter Färbungsmethoden — Orange-Hämatoxylin und Indigkarmin-Boraxkarmin — sehr leicht zu unterscheiden sind, zu einem Filze verflechten, in welchem die Epithelzellen wurzeln.

Eigentümliche Einschlüsse habe ich in der Substanz der Epithelien der Innenfläche der Papillarregion angetroffen. Es sind dies kreisrunde Körper, die stets distal vom Kerne gelegen sind. Sie färben sich in Alaunkarmin violettrot, in Bismarckbraun hellbraun, in Orange-Hämatoxylin bläulich. Selbst bei homogener Immersion konnte in ihnen eine Struktur nicht wahrgenommen werden. Sie waren, wie bemerkt, stets in der Substanz der indifferenten Epithelzellen gelegen, besaßen einen hellen Hof und waren entweder in der Einzahl oder zu zweien, höchstens zu dreien in den Zellen vorhanden. Fand sich mehr als einer dieser Körper, dann lagen sie in einer Reihe hintereinander. Mit dem Sekrete der später noch zu erwähnenden Drüsen konnten sie nicht verwechselt werden, denn dieses ist zwischen den Zellen, nicht in denselben zu finden. Ob sie mit den bei *Cardium edule* beschriebenen auswandernden FLEMING'schen Binde substanzzellen zu identifizieren sind, konnte hier nicht bestimmt eruiert werden, denn es fehlten an den FLEMING'schen Zellen der Siphosubstanz die von jener Art her bekannten Übergangsstadien. Ebensowenig konnte ich darüber zu einem definitiven Urteile gelangen, ob die fraglichen Gebilde vielleicht parasitärer Natur sind; ich neige mich jedoch, im Hinblick auf die gleichen von anderen Arten in diesem Teile der Arbeit beschriebenen Erscheinungen, der Auffassung zu, daß es auswandernde und zwar durch die Epithelzellen wandernde

FLEMMING'sche Zellen der Binde substanz sind. Das Durchwandern durch die Substanz der Epithelzellen ist für Leukocyten bei Vertebraten bekanntlich von STÖHR zuerst genauer beschrieben worden.

Die Siphon-Außenfläche, deren Pigmentierung bereits bei der allgemeinen Besprechung behandelt wurde, besitzt einen zu hohen und breiten Zotten gruppierten epithelialen Belag, der aus schmalen, cylindrischen Zellen besteht, deren Höhenmaß zwischen  $14,4\ \mu$  und  $50,4\ \mu$  schwankt, ihre Breite beträgt circa  $4\ \mu$ . Der cuticulare Saum der pigmentierten Zellen mißt knapp  $1\ \mu$ , der der nicht pigmentierten  $4\ \mu$ . Die Kerne sind basal gelegen und von ovaler Gestalt, ihr langer Durchmesser beträgt etwa  $5\ \mu$ , während der breite dem Breitendurchmesser der Zellen entspricht. Die wurzelförmige Ausfaserung der indifferenten Zellen ist hier nicht zu erkennen, ihre basale Endigung erscheint als eine kontinuierliche scharfe Linie (Fig. 55). Die Pinselzellen, die in der Außenfläche, namentlich in der Nähe der Papillen (Fig. 55 ss) sehr zahlreich sind, sind besonders deutlich in Alaunkarminpräparaten und ferner in solchem Materiale zu erkennen, welches nach der Vorschrift von MÄHRENTHAL nach Fixierung in FLEMMING'schem Chromosmiumeisessiggemisch mit rohem Holzeisig behandelt waren<sup>1</sup>). Die indifferenten, pigmentfreien Zellen erscheinen in solchen Präparaten grau, während die Pinselzellen dunkelschwarz gefärbt sind und selbst zwischen den pigmenthaltigen deutlich erkannt werden können. Die an diesen Zellen zu beobachtenden Einzelheiten stimmen mit den bereits beschriebenen in allen Punkten überein (Fig. 55 ss). Noch deutlicher als an der Innenfläche erkennt man in der Pigmentregion der Siphon-Außenfläche, daß die Muskelstippchen, die letzten Enden der Muskelfasern, niemals in direkte Verbindung mit den Epithelzellen treten, sondern vor deren Basen umbiegen und sich mit den Fibrillen der Binde substanz verflechten (Fig. 55 m).

Über die im Siphon sich findenden Drüsen ist folgendes zu bemerken. Es kommen zwei Arten von Drüsen vor, welche sich durch ihr Verhalten gegen Farbstoffe deutlich voneinander unterscheiden. Die eine Art dokumentiert sich als Mucindrüsen, die andere färbt sich in Orange-Hämatoxylin oder Eosin-Hämatoxylin hellgelb bzw. leuchtendrot. Die Mucindrüsen finden sich sowohl

1) Bezüglich dieser Methode vgl. meinen „Leitfaden für histologische Untersuchungen“. Jena, Gustav Fischer.

auf der Außenfläche (Fig. 55 *md*), wie auch auf der Innenfläche; die zweite Art ist nur auf der Außenfläche vorhanden. Hinsichtlich der Verteilung der Drüsen ist zu sagen, daß sie proximalwärts von den Papillen — in diesen fehlen sie bekanntlich — in der Papillarregion ziemlich spärlich sind, erst mehr gegen das mittlere Drittel an Zahl zunehmen. Außen sind weniger Mucindrüsen vorhanden als innen. In den tieferen Partien der Siphonen, da wo sich deren Leuchtorgane finden, erleidet die geschilderte Verteilung eine Abänderung dahin, daß an der Außenfläche die Drüsen der zweiten Art fast ganz zurücktreten gegen die nunmehr in großer Masse vorhandenen Mucindrüsen. Die Situation auf der Innenfläche ist ebenfalls eine bedeutend veränderte; sie soll bei Besprechung der Leuchtorgane näher erörtert werden.

Die Mucindrüsen sind einzellige Gebilde, welche, wenn sie in Verbindung mit ihrem schmalen, oft fadenförmig erscheinenden Ausführungsgange im Schnitte zu sehen sind, flaschenförmiges Aussehen haben (Fig. 55 *md*). Selbst da, wo sie reichlich vorkommen, sind sie nie zu Gruppen vereint, sondern bleiben stets gesondert. Die Mündung geschieht innen wie außen durch interepitheliale Lücken; Becherzellen kommen nirgends vor. Die Drüsen auf der Außenfläche erscheinen, im Gegensatze zu denen der Innenfläche, zuweilen mehrzellig. Dabei ist es merkwürdig, daß die einzelnen Zellen einer Drüse, nicht wie das sonst der Fall ist, nebeneinander liegen, sondern in einer Reihe hintereinander angeordnet sind (Fig. 55 *md*). Das Bild, welches man von diesen Drüsen erhält, erweckt den Eindruck, als ob in den Ausführungsgang der am tiefsten in die Substanz eingebetteten Zelle eine zweite oder manchmal sogar mehrere spindelförmige, mucinartig gefärbte Zellen hintereinander interpoliert seien. Die Anordnung ist also eine perlschnurartige.

Im Gegensatze zu den Mucindrüsen sind die Drüsen der zweiten Art, welche, wie bereits bemerkt, nur auf der Außenfläche zu treffen sind, fast immer zu Gruppen von 10 und mehr Zellen vereint; vereinzelt liegende findet man sehr selten. Diese Drüsen sind stets einzellig; sie sind im allgemeinen größer als die vorige Art, zeigen eine außerordentlich zierliche Netzzeichnung ihres Plasma und münden in interepithelialen Lücken.

Auf Querschnitten durch beide Siphonen sieht man, daß die Hauptmasse der Muskulatur aus dem Retractor besteht, dessen massige Bündel die Mitte der Siphonalwandung einnehmen



(Fig. 56  $m_1$ ). Diese Bündel sind große Ovale, deren längster Durchmesser von außen nach innen geht; sie sind voneinander durch schmale, ebenfalls von außen nach innen gehende Septa getrennt, die aus Bindegewebszügen und Muskelfasern, welche letztere den Compressor bilden, bestehen. Unmittelbar den Massen des Retractor anliegend finden sich zerstreute Muskelbündel, die, auf dem Querschnitte quergetroffen, gleichfalls zu dem Retractor zu rechnen sind. Nur liegen die einzelnen Fasern derselben nicht so eng aneinander, sondern sind mehr gelockert, weil zwischen ihnen die Bindesubstanz ziemlich reichlich entwickelt ist, die zwischen den Fasern der Hauptmasse fehlt. Auf jene zerstreuten Retractorfasern folgen nach außen wie nach innen zu die Bündel des Constrictor, die nicht sehr massig auftreten (Fig. 56  $m_2$ ). Auf den inneren Constrictor folgt dann nach innen eine schmale Retractorschicht und darauf, dicht in der Nähe des Epithels hinziehend, wiederum eine dünne Constrictorlage. Die nach außen vom äußeren Constrictor gelegenen Muskelbündel, aus Constrictor- und Retractorfasern bestehend, liegen zerstreut und sind nur spärlich entwickelt. Die Fasern des bereits erwähnten Compressor entwickeln sich hauptsächlich aus dem Constrictor und nur zum Teil aus dem Retractor.

Der Analsipho zeigt im wesentlichen, wenn wir von der Existenz der Leuchtorgane und der durch dieselben bedingten, später noch zu beschreibenden Eigentümlichkeiten der Innenfläche des Atemsipho absehen, die gleichen histiologischen Details, wie letzterer.

Wir haben nunmehr den feineren Bau der Siphonen von Pholas, mit Ausnahme der Leuchtorgane, kennen gelernt. Bevor ich zur Darstellung meiner an diesen Gebilden gewonnenen Untersuchungsergebnisse übergehe, muß ich die von RAPHAEL DUBOIS aufgestellte Theorie der „photodermatischen Funktion“ oder vielmehr die von jenem Autor derselben zu Grunde gelegten histiologischen Angaben einer Kritik unterwerfen.

In der Nummer vom 5. August 1889 der Comptes rendus der Pariser Akademie (Bd. 109) sagt DUBOIS in ziemlich genauer Wiedergabe einer kurz vorher veröffentlichten Mitteilung in den Berichten der Société de biologie (Série IX, Tome I, 1889, p. 521 ff. vom 27. Juli), daß die durch die Beleuchtung hervorgerufene totale Kontraktion der Siphonen sich zusammensetze aus dem Spiel zweier verschiedener und voneinander unabhängiger Muskelsysteme,

von welchen das eine die Rolle eines benachrichtigenden Apparates versieht. Die anatomische Untersuchung soll darthun, daß dieser kontraktile Benachrichtigungsapparat sich aus Muskelfasern (Muskelsegment) zusammensetzt, die nichts als die Fortsetzungen der Pigmentepithelien sind. Diese stellen eine zusammenhängende Lage (Farbsegment) auf der Oberfläche des Siphos dar. Beide Segmente bilden das Lichtmuskelement (*élément photo-musculaire*). Der Benachrichtigungsapparat steht mehr oder minder unmittelbar in Beziehung zu den empfindenden Elementen der Peripherie. Wenn nun ein Lichtstrahl auf die Oberfläche des Siphos fällt (*rétilne photo-dermatique*), so geht er durch die Cuticula des Epithels und entfaltet im Farbsegment seine Wirkung; und die dadurch bedingten Veränderungen lösen sofort eine Kontraktion des Muskelsegmentes aus. Diese Kontraktion erregt die peripheren Nerven-elemente genau so, wie wenn man mechanisch durch Berührung der Oberfläche den Siphos reizt. Dieser Gefühlseindruck wird durch centripetale Nervenfasern zu den Ganglien geleitet, von wo aus reflektorisch die Retractorfasern des Siphos erregt werden. Es stellt sich somit der Mechanismus „des Sehens“ (*de la vision*) dar als eine wahre taktile Erscheinung.

In einer anderen Mitteilung an die Pariser Akademie (Bd. 109, 11. November 1889) heißt es in abgekürzter Wiedergabe der obigen, fast wortgetreuen Übersetzung, daß die photodermatische Funktion durch ein besonderes Element, das Lichtmuskelement, zustande kommt, welches aus zwei verschiedenen, aber zusammenhängenden Segmenten besteht, nämlich: „*le segment pigmentaire, formé par une cellule ectodermique pigmentée et sensible à la lumière, et le segment musculaire, donnant à l'animal, par une contraction, le signal de l'impression reçue*“ (p. 749 l. c.).

Beim Studium der DUBOIS'schen Mitteilungen konnte ich mich des Eindrucks nicht entschlagen, als habe der Autor seine Anschauungen über die Existenz und den Zusammenhang der beiden Segmente nicht empirisch, durch Untersuchung mikroskopischer Präparate, gewonnen, sondern spekulativ, geleitet durch das Bestreben, die Thatsache der Lichtempfindlichkeit zu erklären, sich konstruiert. Denn sonst kann ich nicht begreifen, wie er dazu kommt, einen Zusammenhang von Epithelzelle und Muskelfaser — und wohl gemerkt einen direkten Zusammenhang, wo also die Epithelzelle basalwärts ohne Unterbrechung in eine Muskelfibrille übergeht — zu behaupten, von dem in Wirklichkeit nicht eine Spur vorhanden ist. Ich habe in meiner obigen Be-

schreibung ausführlich auseinandergesetzt, wie das Verhalten der letzten Muskelfibrillen in der Nähe des Epithels ist, und kann daher auf das dort Gesagte hiermit verweisen. Selbstverständlich bedarf es, will man solch' intrikate Verhältnisse verstehen, eingehendster Studien an sehr gut vorbereitetem Materiale. Daß aber DUBOIS solches Material gehabt hat, ist mir etwas zweifelhaft. Er sagt nämlich an einer anderen Stelle der zuerst hier citierten Mitteilung, an der er von den PANCERI'schen Organen handelt, daß deren Zerzupfung nach Behandlung mit MÜLLER'scher Flüssigkeit sehr leicht gelänge. Fast möchte ich daraus schließen, daß er auch die Struktur der Siphonenwandung, wenn er überhaupt histiologische Beobachtungen gemacht hat, nur an Zupfpräparaten aus MÜLLER'scher Lösung studiert hat. Wäre das aber der Fall, dann sind seine histiologischen Unterlagen für die Theorie ganz ungenügende, denn Zupfpräparate können kaum je über solch schwierige Verhältnisse endgiltigen Aufschluß geben.

Die Annahme, daß zunächst ein besonderer Apparat — „appareil avertisseur“ — von den Lichtstrahlen erregt und erst reflektorisch die Kontraktion des ganzen Siphon ausgelöst werde, stützt DUBOIS durch Anführung zweier von ihm angestellter physiologischer Versuche. Er sagt nämlich, daß die erste Kontraktion sich gesondert von der zweiten durch einen von ihm konstruierten Apparat aufzeichnen lasse, und verweist gleichzeitig in einer Anmerkung (C. R. 109, p. 2033) auf eine spätere Abhandlung hin, in welcher er diese Angaben genauer begründen werde. Diese spätere Abhandlung ist höchst wahrscheinlich die in der Nummer vom 19. August desselben Bandes (109) der Comptes rendus abgedruckte, da mir eine diesen Gegenstand in extenso behandelnde Mitteilung von jüngerem Datum trotz eifrigen Suchens nicht bekannt geworden ist. In der Nummer vom 19. August ist aber eine ausführliche Darlegung des hier speziell interessierenden Punktes, nämlich der zeitlich getrennten und graphisch zu isolierenden beiden Kontraktionen — der speziellen des „appareil avertisseur“ und der allgemeinen des ganzen Siphon — nicht gegeben. Der Autor erwähnt nur (l. c. p. 321), wo er von dem Einflusse der Belichtung spricht, dass: „avec les durées minima de  $\frac{2}{100}$  seconde, on obtient seulement la contraction du système avertisseur, avec  $\frac{10}{100}$  de seconde, on peut provoquer la contraction réflexe total du siphon.“ Sonst ist hier in diesem Aufsätze nur die Rede von einer latenten Periode der

**Kontraktion.** Ob ferner bei Anwendung starken Lichtreizes, möge letzterer nun in lang andauernder Einwirkung einer schwachen oder kurzer einer starken Lichtquelle bestehen, auch noch eine gesonderte doppelte Kontraktion statthat, die, sei das Intervall noch so gering, graphisch zum Ausdrucke gebracht werden kann, darüber berichtet DUBOIS leider ebenfalls nichts. Wohl hat der Autor in einem Aufsatze in der Société de biologie (1888, p. 714 ff.) bei Beschreibungen seiner graphischen Methode Einzelheiten angeführt, aber darüber, worauf es ankommt, sich nicht ausgelassen. Und doch wäre es ein experimentum crucis für die DUBOIS'sche Theorie, zeigten sich bei intensiver Belichtung die beiden angenommenen Kontraktionsphasen noch getrennt. Was DUBOIS über den Einfluß der Intensität des Lichtes a. a. O. anführt, hat auf die beregte Frage gar keinen Bezug. Übrigens, wie mich bedünken will, bedarf es auch gar nicht der histiologisch extravaganten Annahme von DUBOIS, um die von ihm beobachteten Erscheinungen zu erklären. Ich glaube, die Unterscheidung eines besonderen „appareil avertisseur“ und die Trennung der Kontraktion desselben von der des Siphos ist, wie sie anatomisch keine Unterlage hat, auch physiologisch nicht begründet. Die Differenzen, die hier stattfinden, sind lediglich verursacht durch die Intensität der Reizung. Je geringer der Reiz ist, der auf die lichtempfindliche Partie des Siphos ausgeübt wird, desto geringer auch die Antwort des Tieres. Bei ganz schwacher oder ganz kurz dauernder Belichtung tritt daher nur eine schwache und kurz dauernde Kontraktion der erregten Stelle ein, die sich eben wegen ihrer Geringfügigkeit nicht weiter propagieren kann. Mit zunehmender Intensität im einen wie im anderen Sinne wird die Erregung eine umfangreichere und stärkere, und daher sind auch die Kontraktionen des Siphos ausgiebiger Natur. Der Ausdruck, den DUBOIS hierbei gebraucht, „contraction totale“, ist, nebenbei bemerkt, ungenau. Es zieht sich keineswegs der ganze Siphos zusammen, sondern nur die Spitze bez. die Papillarregion desselben, wie ich dies im allgemeinen Teile näher beschrieben habe.

Wie hat man sich nun die durch das Auffallen von Lichtstrahlen auf das Pigmentepithel der Siphos-Außenfläche bedingte Kontraktion des Siphos zu erklären? Nach DUBOIS dringt das Licht durch den cuticularen Saum der Epithelzelle, wirkt auf das Pigment und erregt dadurch die mit der Zelle (angeblich) zusammenhängende Muskelfaser; durch letztere wird dann die

Pinselfelle irritiert und so reflektorisch die allgemeine Kontraktion ausgelöst. Durch meine histiologischen Angaben wie durch die obige kritische Auseinandersetzung ist bewiesen worden, daß ein Zusammenhang von Epithel- und Muskelzelle nicht existiert; daraus folgt mit Notwendigkeit, daß die DUBOIS'sche Erklärung des Phänomens hinfällig ist. Das auf das Pigmentepithel, dessen cuticularer Saum, wie aus meinen Angaben erinnerlich ist, sehr schmal ist <sup>1)</sup>, fallende Licht bringt in dem Pigmente Veränderungen vielleicht chemischer Natur hervor. Diese Veränderungen, die mit dem Fortfall des Reizes sich leicht wieder ausgleichen werden, müssen nun einen erregenden Einfluß auf die Pinselfellen, die ja in der Pigmentregion reichlich vorhanden sind, ausüben, und die Erregung der letzteren wird sich auf die mit ihnen in inniger Verbindung stehenden Nervenendfibrillen fortpflanzen und so zum Centrum, dem Visceralganglion, gelangen. Von hier aus wird dann reflektorisch auf den Bahnen der von mir nachgewiesenen Fasersysteme (34) die Kontraktion des Siphos ausgelöst. Je geringer die Lichtintensität oder je kürzer die Dauer der Belichtung ist, um so geringer natürlich ist die supponierte Veränderung im Pigmente, und um so schwächer sind daher die durch die letztere bedingten Erscheinungen. Je stärker dagegen der Reiz, um so stärker auch der Erfolg.

Ich sagte, die Veränderungen, welche das Licht im Pigmente hervorrufe, seien vielleicht chemischer Natur. An Veränderungen des Pigmentes, wie sie im Vertebratenaugen und im Augen der Arthropoden durch ANGELUCCI-BOLL bez. EXNER-STEFANOWSKA nachgewiesen sind <sup>2)</sup>, kann man hier, glaube ich, nicht denken. Jene Veränderungen nämlich sind morphologischer Natur; Licht und Dunkel bedingen, ganz allgemein ausgedrückt, eine Verschiebung des Pigmentes in den Augen. Solche Verschiebungen, Orts-

---

1) Die Schmalheit dieses Saumes möchte ich besonders hervorheben. PATTEN und SHARP nämlich haben die ganz besondere Dicke des cuticularen Saumes von Pigmentepithelien oft als einzigen histiologischen Beweis für deren Lichtempfindlichkeit angeführt. Hier nun bei Pholas, wo eine Lichtempfindlichkeit außer Zweifel ist, ist der Saum schmal, zeigt also ein ganz anderes Verhalten, als wie es nach SHARP notwendig sein soll. Man kann aus dieser Thatsache entnehmen, wie sehr die SHARP'schen Behauptungen jeder Begründung entbehren.

2) Ähnliche morphologische Veränderungen habe ich im Cephalopodenaugen nachgewiesen, wie aus meiner im Arch. f. Physiol. v. DU BOIS-REYMOND 1891 publizierten Mitteilung hervorgeht.

veränderungen, können aber hier darum nicht stattfinden, weil die Pigmentzellen gar keinen Platz haben, um sich ausbreiten zu können. Basalwärts hindert sie das Bindegewebe, seitlich die benachbarten Zellen, distalwärts, dem freien Saume zu, ist eine Bewegung ebenfalls unmöglich. Morphologischer Art können also die Veränderungen nicht sein. Wie aber wirken die chemischen Alterationen, die das Pigment durch den Lichtstrahl erfährt, auf die zwischen den indifferenten steckenden Pinselzellen, werden letztere durch den im Pigmente sich abspielenden Vorgang ebenfalls chemisch erregt oder nicht? Diese Frage entscheidend zu beantworten, bin ich nicht in der Lage; wahrscheinlich dünkt es mir, daß es sich auch um chemische Einflüsse auf die Pinselzellen handelt. Doch möchte ich deswegen noch keine zwiefache Erregbarkeit der Sinneszellen — eine Abstimmung derselben auf mechanische und auf chemische Reize — annehmen. Vielmehr halte ich es für wahrscheinlich, daß die in der Pigmentregion vorkommenden Pinselzellen nur auf chemische Einflüsse reagieren, auf mechanische aber nicht. Daß sie den gleichen Bau wie die taktil empfindlichen Sinneszellen haben, würde kein Gegenbeweis sein, denn wir können den auf dem freien Saume einer Epithelzelle sitzenden Sinneshaaren nicht ansehen, welche Reize auf sie einwirken. Um ein Beispiel anzuführen: die Haare der Riechepithelien unterscheiden sich nicht von denen der Hörzellen, und doch sind beide auf ganz verschiedenem Wege erregbar, die einen durch Gase, die anderen mechanisch durch Schallwellen. So ungefähr können auch die Pinselzellen der Pigmentregion der Siphon-Außenfläche und der Papillen bei aller anatomischer Gleichartigkeit physiologisch sehr differenter Natur sein, indem diese nur auf mechanische Insulte antworten, jene auf chemische, in der Nachbarschaft sich abspielende Prozesse reagieren.

Die Lichtempfindlichkeit von *Pholas dactylus* ist darum von besonderem Interesse, weil diese Art, wie DUBOIS vollkommen zutreffend hervorgehoben hat, keinerlei Apparate besitzt, welche auch nur entfernt an Augen erinnern. Der hier wirklich vorhandene und jederzeit mit Leichtigkeit nachweisbare Einfluß des Lichtes als solchen auf die Pigmentepithelien tritt somit in eine gewisse Parallele oder vielmehr richtiger in einen Gegensatz zu der für andere Muscheln prätendierten, dort aber nicht nachweisbaren Lichtempfindlichkeit. Hierauf näher einzugehen, behalte ich mir für die am Schluß der Arbeit zu gebenden allgemeinen Betrachtungen vor.



Die Leuchtorgane. Seine Auseinandersetzungen über den feineren Bau dieser Gebilde leitet PANCERI mit folgenden Worten ein: „Venendo ora alla struttura di questi organi, dirò che le sezioni, fatte in ogni senso e con diversi metodi di preparazione mi hanno dimostrato trattarsi non altro che di pulvinuli sporgenti di tessuto unitivo compatto come sarebbe quello del derma, i quali alla superficie sono rivestiti di un epitelio speciale“ (l. c. p. 29). Dieses Spezialepithel soll es sein, welches die leuchtenden Massen hervorbringt.

Die dreieckigen Organe und die Siphonalstreifen sind mit einem Wimperepithel bekleidet, das in seiner Form und seinen Größenverhältnissen demjenigen gleicht, mit welchem die benachbarten Organe bedeckt sind, das sich aber von diesem durch den Inhalt seiner Zellen bedeutend unterscheidet.

Der Kern der Zellen zeigt sich stark granuliert; die Granula sind gewöhnlich auch im ganzen Zelleibe enthalten. Im Unterschiede von den gewöhnlichen Epithelzellen sind diese Zellen sehr leicht zerreiblich und lassen dann den Inhalt austreten. So genügt eine Berührung der Oberfläche eines dieser Organe mit einem Objektträger, um alsbald einen weißlichen Brei zu erhalten, der aus granulierten Kernen, kleinsten Körnchen, Fetttröpfchen und aus Massen zusammengesetzt ist, welche den Inhalt einer Epithelzelle bildeten und deren Form auch nach dem Austritte völlig bewahrt haben. Außerdem sieht man in dem Brei auch kleine bewimperte Körper, welche in denselben sich umherbewegen, als wären sie Epithelzellen, die zwar im Stadium der Atrophie sich befinden, aber dennoch eine eigene Bewegung besitzen.

Dieser weißliche Brei, löslich in Alkohol und Äther, verleiht den leuchtenden Glanz diesem Epithel oder vielmehr ist die leuchtende Materie von Pholas. Die Löslichkeit des Stoffes in Alkohol verursacht, daß in Präparaten, welche behufs Anfertigung mikroskopischer Schnitte in Alcohol absolutus gehärtet waren, nichts von demselben mehr zu sehen ist, zu seiner Erkennung bedarf es daher der Untersuchung frischen Materiales.

Eine ungewöhnliche Eigentümlichkeit dieses Spezialepithels ist noch zu notieren, man sieht nämlich in Zwischenräumen Cilien stehen, die, bedeutend länger als die übrigen, sich in langsamem Rhythmus bewegen.

Die Fähigkeit des Leuchtens berechtigt, dieses Epithel ein Leuchtepithel zu nennen, und die Organe, welche mit demselben

bedeckt sind, würden als Drüsen bezeichnet werden können „solo che non sogliono, come le altre (glandole) figurare a modo di approfondamenti, ma per contrario a modo di sporgenze rivestite di speciali elementi glandolari“ (l. c. p. 31).

So weit PANCERI. Die von ihm gegebene histiologische Analyse lehrt somit, daß nur das Epithel, welches die drei Organpaare bedeckt, die leuchtenden Massen hervorbringt, daß andere gewebliche Elemente dagegen an diesem Prozesse nicht beteiligt sind. Wie wir später sehen werden, hat PANCERI den feineren Bau der Leuchtorgane völlig verkannt, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß er zu einer Zeit diese Objekte untersuchte, in der von einer guten histiologischen Technik noch nicht die Rede war. Um die Leuchtorgane mikroskopisch durchzuarbeiten, bedarf es anderer Konservierungsmethoden als des einfachen Alcohol absolutus; mit guten Methoden aber findet man, daß, wie ich später zu beweisen haben werde, das Epithel der Organe für die Produktion der leuchtenden Massen nur eine nebensächliche Bedeutung hat, der Sitz der produzierenden Elemente vielmehr in dem vom Epithel bedeckten Gewebe zu finden ist. Es sind die „pulvinuli“ von PANCERI, über die dieser Autor sich nicht näher geäußert hat, welche den physiologisch wichtigen Bestandteil der Organe bilden.

Indessen bei aller Ungenauigkeit sind die Angaben von PANCERI noch immer eingehender und relativ richtiger, als diejenigen, welche RAPHAEL DUBOIS in seinen mehrfach citierten Mitteilungen über die fraglichen Gebilde gemacht hat.

Der letztgenannte Autor sagt (Comptes rendus, T. 109, 1889, p. 234/35), daß die Leuchtorgane (dreieckige Organe und Siphonalstreifen) die größten Analogieen in ihrem Baue darbieten mit den von ihnen nicht eingenommenen inneren Siphowandungen und mit der von DUBOIS sogenannten „rétine photodermatique“. Mit dem Unterschiede allerdings, daß die „éléments fondamentaux de ces cordons et de ces triangles au lieu d'être recouverts par une cuticule réfringente, portent des cils vibratiles. Ils sont formés d'un segment épithélial en forme de calice, qui se continue directement avec un segment musculaire ou contractile en fuseau allongé, dont l'extrémité se rend dans le tissu conjonctif sousjacent. La dissociation de ces éléments fondamentaux des cordons et des triangles est particulièrement facile après séjour prolongé de ces parties dans la liqueur de MÜLLER. On reconnaît alors facilement leurs connexions avec les cellules nerveuses, qui

forment en réalité un troisième segment (segment neural). L'ensemble des deux premiers segments constitue l'élément myophotogène (l. c.).

Dann folgen auf die citierten Zeilen einige Angaben über die Muskulatur. Die becherförmigen epithelialen Segmente sind in frischem Zustande mit einer Substanz erfüllt, welche sie auf Reizung von sich geben. Durch Kontraktion der Muskulatur wird die Substanz ausgepreßt, und man trifft alsdann auf der Oberfläche der Leuchtorgane eine unzählige Menge von Tröpfchen oder glänzenden Körnchen.

Aus diesen angeblichen Thatsachen erkennt DUBOIS eine überraschende Ähnlichkeit in Bau und Funktion der Leuchtorgane mit denjenigen Partien, welche die sogenannte photodermatische Funktion besitzen. Aber während letztere in Thätigkeit tritt unter der Einwirkung von Lichtstrahlen, bringen die Leuchtorgane durch ihre Funktion selber Licht hervor.

Die referierten Angaben von DUBOIS stimmen in einzelnen Punkten genau mit denen von PANCERI überein. Der oben wörtlich citierte Passus zeigt aber, daß DUBOIS den Bau der Leuchtorgane, den er offenbar an ganz ungenügend vorbereitetem Materiale studiert hat, nach jeder Richtung hin verkannt hat. Was er über das epitheliale Segment und dessen Zusammenhang mit dem Muskelsegmente sagt, hat gar keine thatsächliche Unterlage, und diese an sich schon irrigen Ausführungen werden durch die Verquickung mit seiner histiologischen Hypothese über die Grundlagen für die photodermatische Funktion noch verwirrt. Es ist mir völlig unbegreiflich, wie der Autor zwischen dem lichtempfindlichen, wimperlosen Pigmentepithel der Siphon-Außenfläche und dem wimpernden, angeblich einen leuchtenden Stoff produzierenden, dabei völlig pigmentfreien Epithel der PANCERI'schen Organe auch nur eine Spur von Analogie erkennen konnte. Sowohl die Art und Weise, wie beide Elemente ihre Wirksamkeit entfalten, als auch der fundamental verschiedene histiologische Charakter beider verbietet, meine ich, eine solche Annahme ohne weiteres. Eine eingehende histiologische Analyse der Organe hat DUBOIS nicht gegeben und damit auch für das Verständnis der Funktion derselben nichts beigetragen. Zu letzterem aber ist das erstere unbedingt erforderlich; erst dann, wenn wir den Bau eines Organes genau kennen, sind wir imstande, uns über seine Verrichtung eine annähernd richtige Vorstellung zu bilden.

Ich verschreite nunmehr dazu, die Resultate, zu denen mich eigenes Studium geführt hat, in extenso darzulegen.

Bei der Untersuchung der das Leuchten bewirkenden Partien in frischem Zustande erkennt man, daß das Epithel, welches diese Stellen bedeckt, ein Wimperepithel ganz eigener Art ist. Es sind nämlich Zellen von zweierlei Formen vorhanden, einmal gewöhnliche Wimperzellen, d. h. relativ niedrige cylindrische Gebilde, die auf schmalem cuticularem Saume zahlreiche sehr schnell schlagende weiche Haare tragen, und dann Zellen, auf deren cuticularem Saume bei dieser Art der Betrachtung nur eine Wimper zu sitzen scheint. Diese Wimper ist sehr lang,  $12,6 \mu$ , ist tief in die Zelle hinein zu verfolgen und gleicht einem Dorne, der mit circa  $0,9 \mu$  breitem Fuße auf dem freien Rande der Zelle aufsitzt. Diese Form der anscheinend einheitlichen Wimper erinnert lebhaft an die langen Sinneshaare auf den Pinselzellen von *Lithodomus dactylus* (cfr. II. Teil); nur unterscheiden sich die Bildungen hier bei *Pholas* von denen bei *Lithodomus* dadurch, daß sie schnell im Sinne der übrigen Wimperbewegung hin und her schlagen, und zwar so schnell, daß diese Bewegung ihnen nicht von anderen Wimpern mitgeteilt sein kann, sondern auf eigener Fähigkeit dazu beruhen muß. Diese Eigenbewegung der langen Wimpern, die übrigens PANCERI schon deutlich gesehen und gut beschrieben hat, deutet aber darauf hin, daß die zu den Wimpern gehörigen Zellen keine Sinneszellen, sondern gewöhnliche indifferente sind; denn der Haarbesatz der FLEMMING'schen Pinselzellen entbehrt der Eigenbewegung durchaus.

Die unter dem Epithel gelegene Substanz der Organe, die „pulvinuli“ von PANCERI, besitzt einen ungemein hohen Grad von Viskosität. Wenn man das frisch abgeschnittene Stück von der Scheere auf den Objektträger überführt, so zieht sich von dem Stück zu der sich entfernenden Scheere ein feiner, farbloser, sehr zäher Faden aus, der außerordentlich schwer abreißt. Im Inneren des Gewebes, bei Betrachtung frischer Objekte, kann man in der viskösen Substanz keine besonderen Einzelheiten entdecken; dort dagegen, wo sie an der Schnittstelle des untersuchten Stückes aus den Maschen der Bindesubstanz austritt, erkennt man folgende Einzelheiten. Man findet verschieden große und verschieden gestaltete Tropfen, die von einem Konvolute ganz kleiner, dicht aneinander stehender Tröpfchen gebildet werden; man findet ferner Tropfen, die ganz homogen sind und dabei matt glänzen, und endlich trifft man Gebilde, die in leicht grünlich glänzender,

homogener Grundlage einen, zwei oder drei kernartig aussehende, kreisrunde Körper eingelagert enthalten. Kurz: die Beobachtung eines vom lebenden Tiere abgeschnittenen Stückes der Organe bestätigte nur die völlige Richtigkeit der von PANCERI mit der gleichen Methode gewonnenen Resultate.

Die Durcharbeitung mazerierten Materiales zeigt nicht viel mehr als die Untersuchung frischer Objekte. Bezüglich der Zellen mit den langen Wimpern erkennt man, daß dieselben drei Fortsätze besitzen: zwei davon liegen neben einander, sie sind die Wurzeln, mit denen die Zellen im subepithelialen Gewebe haften; der dritte, polar entgegengesetzte Fortsatz ist die auch im Mazerationspräparate einfach erscheinende Wimper.

Einen tieferen Einblick in den Bau der uns hier beschäftigenden Gebilde erhält man erst, wenn man mikroskopische Schnitte von gut konserviertem Materiale studiert<sup>1)</sup>.

Die siphonalen Leuchtorgane, welche, wie aus der allgemeinen Beschreibung erinnerlich, auf dem den Atem- von dem Anal-sipho trennenden Septum aufsitzen und nach dem Innenraume des ersteren gerichtet sind, gleichen auf einem Querschnitte durch beide Siphonen (Fig. 56 I) schmalen Calotten, welche ihre konvexe Seite dem Sipho-Innenraume zukehren, mit ihrer konkaven der Substanz des Septum aufliegen. An Präparaten, die in Hämatoxylin, Safranin, Fuchsin und Bismarckbraun gefärbt sind, sind sie schon bei Betrachtung mit bloßem Auge durch ihr dem betreffenden Farbstoffe entsprechendes intensives Kolorit kenntlich; nach Färbung in Orange-Hämatoxylin oder Eosin-Hämatoxylin heben sie sich deutlich als veilchenblaue oder violette Kuppen von dem orangegelb bez. dunkelrot gefärbten Grundgewebe ab.

Mikroskopische Betrachtung lehrt, daß man es mit einem aus drei Abschnitten bestehenden Organe zu thun hat, von welchen Abschnitten der von innen gerechnet erste, der dem Epithel entspricht, und der zweite allein in der eben beschriebenen Weise intensiv gefärbt sind (Fig. 57), während die Färbung des dritten

---

1) Am besten eignen sich zur Fixierung Pikrinsalpetersäure und FLEMMING'sche Lösung, letztere mit Nachbehandlung des Materiales in rohem Holzessig nach MÄHRENTHAL. Schnitte von Holzessigobjekten brauchen nicht mehr gefärbt zu werden, Schnitte von Pikrinsalpetersäurematerial tingiert man am besten mit basischen Anilinen und mit meiner Doppelfärbung Orange-Hämatoxylin. Die Methoden sind eingehend in meinem „Leitfaden für histiologische Untersuchungen“ beschrieben.

Abschnittes von der jener beiden abweicht. Die relativen Größenverhältnisse der drei Parteen zu einander sind wie 1 : 4 : 6; es hatte in einem Falle das Epithel eine Höhe von 24  $\mu$ , der mittlere Abschnitt war 96  $\mu$ , der äußere 144  $\mu$  dick.

Bei Anwendung starker Vergrößerungen erkennt man folgende Einzelheiten. Der epitheliale Belag der Organe — und die nun folgenden Angaben gelten für alle drei Paare — besteht, in Übereinstimmung mit dem frisch und durch Mazeration Festgestellten, aus schmalen Cylinderzellen, welche auf ihrem cuticularen Saume sehr lange Wimpern tragen (Fig. 57). Die kleinen Kerne sind kreisrund und liegen basal. Eine Differenz beider Arten von Wimperzellen ist im Schnitte nicht mehr zu erkennen. An den meisten Stellen sind diese Zellen durch becherförmige Gebilde so auseinandergepreßt, daß sie meist konisch erscheinen. Diese becherförmigen Gebilde sind interepitheliale Lücken von sehr großer Ausdehnung, aber keine Becherzellen (Fig. 57). Das zur Bezeichnung „Zelle“ unbedingt notwendige Kriterium, das Vorhandensein eines Kernes, geht den Gebilden vollständig ab. Man trifft diese Lücken in allen Stadien der Füllung, bald ganz prall gefüllt, bald nur im basalen, bald nur im distalen Teile Sekret enthaltend (Fig. 57). Je weniger Sekret in den Lücken vorhanden ist, desto breiter sind die die Lücken begrenzenden Epithelzellen, deren distaler, mit Wimpern besetzter Saum gegen den Druck viel widerstandskräftiger ist, als die übrige Zellsubstanz. Infolge davon haben, wie bemerkt, die Zellen konische Gestalt, und es ist die Basis des Conus der Wimpersaum, die Spitze desselben die basale kernhaltige Partie.

Die Wimperzellen haben sich, wie alle gewöhnlichen Epithelzellen, nur schwach tingiert, bei Doppelfärbungen haben sie stets den Plasmafarbstoff (z. B. Orange oder Eosin) angenommen (Fig. 57). Wenn vorher gesagt wurde, daß der innerste epitheliale und der zweite Abschnitt der Leuchtorgane die gleiche intensive Tinktion z. B. in basischen Anilinen angenommen haben, so ist diese Angabe nunmehr dahin zu spezialisieren, daß es die in den interepithelialen Lücken liegenden Massen sind, welche jenes Kolorit angenommen haben, was natürlich ist, da diese Massen nur die direkte Fortsetzung der im mittleren Abschnitte sich findenden Substanz sind (Fig. 57).

PANCERI hat angegeben, daß er bei Untersuchung des leuchtenden Stoffes in denselben Tropfenmassen gefunden hat, welche noch die Gestalt der Zelle beibehalten hatten; er hat dann ferner



die von mir als interepitheliale Lücken erklärten Bildungen als Zellen bezeichnet. Was die erstere Angabe, die eiförmig aussehenden Tropfenkonglomerate betrifft, so ist diese Erscheinung leicht zu erklären: die Sekrettropfen kleben infolge ihrer Viskosität aneinander und behalten deshalb, wenn sie durch den mechanischen Druck, der bei Anfertigung eines mikroskopischen Präparates von frischem Materiale notwendig ausgeübt werden muß, aus dem Epithel herausgepreßt werden, die Form der interepithelialen Lücke bei. Wenn PANCERI diese Lücken als Zellen zeichnet, so beruht das auf einer Verkennung der Thatsachen; Anwendung geeigneter Kernfärbemittel lehrt, daß Zellen hier nicht vorliegen.

Der dritte, d. h. der der Substanz des Septum direkt aufliegende Abschnitt, der sich in Orange-Hämatoxylin orange (Fig. 57), in Eosin-Hämatoxylin hellrot gefärbt hat, besteht aus einzelnen Zellen, welche meist von oblonger Gestalt sind, manchmal auch infolge gegenseitigen Druckes eine polyedrische oder ganz unregelmäßige Form angenommen haben. Die Zellen sind gegeneinander scharf abgegrenzt, eine besondere Membran um dieselben habe ich aber nicht wahrnehmen können. Die in Fig. 57 sichtbaren zarten violetten Linien sind keine Zellmembranen, sondern die Maschen der Binde substanz. Jede Zelle hat einen Kern, nie mehr, der in den einen central, in den anderen exzentrisch sich findet, manchmal dicht am Kontur der Zelle anliegt. Die Kerne sind klein und kreisrund und unterscheiden sich dadurch ganz scharf von den stets ovalen Kernen des übrigens nur in sehr spärlicher Menge im ganzen Organe vorhandenen Bindegewebes.

Diese Zellen des basalen Organabschnittes gehen über in die Massen, welche die mittlere Partie bilden. In den allermeisten Fällen ist die Differenz, welche die bereits erwähnte Färbung beider Partien darbietet, eine ganz scharfe, unvermittelte (Fig. 57). An einigen, wenn auch nur wenigen Stellen findet man indessen, daß beide Farbensüancen kontinuierlich ineinander übergehen. Das Plasma der den basalen Abschnitt bildenden Zellen erscheint sehr stark granuliert, fast wie aus einzelnen Tropfen bestehend. Allmählich, beim Übergange zum mittleren Abschnitte, wird das Plasma homogener und nimmt, beispielsweise in Orange-Hämatoxylinpräparaten, eine andere Färbung an, indem das Hellgelb einem violetten Tone zu weichen beginnt. Dieser violette Ton wird nach und nach intensiver, bis wir im mittleren Drittel intensiv gefärbte, in der erwähnten Doppelfärbung tief veilchenblaue Massen antreffen (Fig.

57). Die Massen, welche den mittleren Abschnitt bilden, setzen sich unmittelbar fort in die interepithelialen Lücken, durch welche hindurch sie sich entleeren (Fig. 57); sie entbehren der Zellkerne vollständig. Die einzigen kernhaltigen, also zelligen Elemente der Leuchtorgane sind daher nur im basalen, großen Abschnitte vorhanden.

Es sei noch erwähnt, daß man an einigen Stellen die Zellen des basalen Abschnittes bis an das Epithel heranreichen sieht. Es fehlen hier also im mittleren Abschnitte die intensiv gefärbten Massen, d. h. mit anderen Worten: es befindet sich das Organ an dieser Stelle in Ruhe, ist sekretleer; eine Umwandlung des Plasma seiner Zellen hat noch nicht stattgefunden. Sehr beachtenswert ist dabei, daß an solchen Punkten, die eine Sekretionspause zeigen, im Epithel Lücken nicht vorhanden sind, die Epitheldecke vielmehr in ununterbrochener Kontinuität diese Stellen überzieht. Das zeigt meines Erachtens deutlich, daß jene becherförmigen Lücken in der That nur Lücken sind, die entstehen, wenn das in der Tiefe bereitete Sekret epithelwärts rückt, und die verschwinden, wenn das Sekret ausgestoßen ist, indem nunmehr die vorher auseinandergepreßten Wimperzellen wieder ihre normale Gestalt annehmen und folglich sich eng aneinander lagern.

Alle drei Abschnitte bilden mithin eine histiologische und physiologische Einheit; sie sind als eine einzige, in den Siphonen außerordentlich lang ausgedehnte, vielzellige Drüse zu betrachten, deren Zellen für sich, ohne einen besonders differenzierten gemeinsamen Ausführungsgang zu besitzen, das von ihnen bereitete Sekret nach außen führen. Durch tief im Gewebe liegende Drüsenzellen werden also die leuchtenden Massen produziert und nicht durch Epithelzellen, wie PANCERI und DUBOIS fälschlich behauptet haben.

Die tinktoriale Eigentümlichkeit, welche im Schnittpräparate das Sekret dieser Organe, also die leuchtende Materie, darbietet, die ungemeine Affinität zu basischen Anilinen und zum Hämatoxylin (Fig. 57) charakterisiert die Massen als Mucinmassen. Worin die Differenz vom gewöhnlichen Mucin beruht, welche Momente es sind, die das Leuchten bedingen, das kann ich nicht sagen — der *Bacillus Pholas* ist es jedenfalls nicht —; hierüber können nur spezielle physiologisch-chemische Untersuchungen Aufschluß verschaffen.

DUBOIS spricht von Nervenzellen, die in den Leuchtorganen vorkommen sollen, sie stellen sein „segment neural“ dar und sind nach ihm nach Zerpupfung in MÜLLER'scher Flüssigkeit leicht zu erkennen. Ich kann hier nur einen fundamentalen Irrtum von DUBOIS annehmen, denn nirgends im ganzen Organe, so wenig wie unter ihm finden sich Nervenzellen i. e. Ganglienzellen vor.

Von der Substanz des Septum sind die siphonalen Leuchtorgane, wie dies PANCERI schon im allgemeinen ganz richtig angegeben hat, durch Muskelbündel getrennt, die ihnen dicht anliegen und im Querschnitte längsgetroffen sind (Fig. 57 m), also zur Constrictorgruppe gehören. Zwischen Epithel und eigentlicher Drüsensubstanz finden sich einige wenige Muskelbündel. Von einem direkten Zusammenhange von Epithelzelle und Muskelfaser, wie ihn DUBOIS angegeben hat, kann also auch hier nicht gesprochen werden.

Durch die Anwesenheit der Leuchtorgane ist eine Beschaffenheit der Epithelzellen der Siphon-Innenfläche bedingt, die in vielen und sehr wesentlichen Punkten abweicht von der Beschaffenheit der Epithelzellen der Papillarregion; diese Eigentümlichkeit haben weder PANCERI noch DUBOIS erkannt.

Auf der zwischen den beiden siphonalen Leuchtorganen gelegenen Partie des Septum (Fig. 56) findet sich ein niedriges Epithel, das nur in den unmittelbar an die Organe angrenzenden Zellen Wimpern hat, sonst aber der Wimpern entbehrt. Die Zellen haben eine ungefähre Höhe von  $10,8 \mu$  (die Epithelzellen der Leuchtorgane messen  $24 \mu$ ), sie sind schmal, haben keinen doppelt konturierten cuticularen Saum und sind zu schmalen Zotten gruppiert. Sie haben kleine ovale Kerne, welche basal gelegen sind. Zwischen ihnen münden einige spärliche Mucindrüsen, als solche kenntlich durch ihre charakteristische Farbenreaktion.

Geht man seitlich von den Leuchtorganen weg der Partie zu, welche dem Septum gegenüberliegt, so trifft man zunächst ein Epithel, das ebenfalls aus niedrigeren Zellen besteht, als sie auf den Leuchtorganen sich finden (ihre Höhe beträgt  $14,4 \mu$ ), das aber im Gegensatze zu den Epithelzellen des Septum Wimpern besitzt, die etwa  $7,2 \mu$  lang sind. Je weiter man sich seitlich von den Leuchtorganen entfernt, um so höher wird das Epithel, um so länger werden zugleich die Wimpern, bis die Zellen

endlich in der direkt den Leuchtorganen gegenüber liegenden, also ventralsten Stelle der Innenfläche des Siphos ihre größte Ausbildung sowohl an Höhe wie an Länge ihrer Wimpern erreicht haben (Fig. 58). Es mißt das Epithel hier allein  $43,2 \mu$  an Höhe, während die sehr weichen Wimpern  $46,8 \mu$  lang sind. Noch eine andere Erscheinung ist hierbei zu notieren. Anfangs nämlich, dicht an den Leuchtorganen, haben sich die Epithelzellen nur in wenige schmale Zotten gelegt; die Zottenbildung wird um so stärker, je weiter ventralwärts man geht, um am Orte der höchsten Höhe der Epithelzellen ebenfalls die höchste Ausbildung erlangt zu haben. Eine dritte höchst wichtige Eigentümlichkeit geht mit der Umgestaltung des Epithels Hand in Hand. Seitlich i. e. ventralwärts von den Leuchtorganen liegen dicht unter dem Epithel nur spärliche einzellige Mucindrüsen, welche in interepithelialen Lücken münden, und gleichzeitig finden sich Becherzellen, ebenfalls nicht allzu reichlich, im Epithel vor. Je mehr man ventralwärts vorrückt, um so mehr nehmen an Zahl die Mucindrüsen zu, um so reichlicher auch werden die Becherzellen, die beide endlich im ventralsten Teile, im hohen Wimperepithel, so zahlreich sind, daß sie das mikroskopische Bild beherrschen (Fig. 57 *md*). Sie bereiten, wie aus ihrem tinktorialen Verhalten hervorgeht, ein mucinartiges Sekret.

Es erübrigt noch die Beschreibung der im mikroskopischen Schnitte wahrzunehmenden Nervenverteilung in den Siphonen. Die Präparation mittelst Messer und Pinzette hatte bekanntlich ergeben, daß Analsiphos, Septum und Branchialsiphos je zwei Nervenstämme erhalten. Betrachtet man Querschnitte durch die Siphonen bei sehr schwacher Vergrößerung, so erkennt man nur die beiden Septalnerven (Fig. 56 *n*), welche die mächtigsten der sechs Nerven sind. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man eine große Zahl von Nerven, in welche die Hauptstämme zerfallen sind. In der Nähe der Septalnerven, von welchen keine besonderen Zweige zu den Leuchtorganen abgehen, finden sich die beiden Hauptgefäße für die Siphonen (Fig. 56 *g*), von denen das eine mehr in der Substanz des Anal-, das andere mehr in der Substanz des Branchialsiphos gelegen ist.

Die Entleerung des von den siphonalen und dreieckigen Leuchtorganen bereiteten Sekretes findet wohl hauptsächlich durch die Kontraktion der mächtigen Bündel des Retractor statt. Trifft ein Reiz den Siphos, welcher eine Zusammenziehung, namentlich ein Zurückziehen desselben zur Folge hat, so werden die be-

treffenden Organe zusammengedrückt und dadurch mechanisch die in ihnen enthaltenen flüssigen Massen ausgepreßt. Die Stärke der Muskelkontraktion treibt zugleich bei geöffneter Mündung die Massen aus dem Siphon in das umgebende Wasser, in welchem sie sich ausbreiten und das sie dadurch erleuchten.

Der Mantelrand geht in zwei Falten aus, die einen aus cylindrischen, wimperlosen Zellen bestehenden epithelialen Belag haben. Drüsen kommen in ihm nicht vor, erst auf der schon zum Mantel zu rechnenden Innenfläche, welche zugleich ein Wimperepithel hat, finden sich Becherzellen mit Mucinreaktion.

### Epicuticulabildung.

(Fig. 59—65.)

Bezüglich der Bildungsweise der Epicuticula, des „Periostracum“ nach TULLBERG, bei der Ordnung der Ostreaceen kann ich mich kurz fassen. Im Gegensatze zu TULLBERG<sup>1)</sup> konnte ich bei *Ostrea edulis*, wenn auch nicht in allen Fällen, eine Epicuticula finden. Den Mangel dieser Bildung sucht TULLBERG dadurch zu erklären, daß der ganze Mantelrand dieser Species außerordentlich beweglich ist. Sehr häufig vermißte ich die Epicuticula, und in den Präparaten deutete nichts darauf hin, daß dieselbe artefiziell entfernt war, namentlich konnte eine Verletzung der dieselbe erzeugenden Epithelzellen nicht nachgewiesen werden. Ich lasse es indessen dahingestellt, ob wirklich hinsichtlich dieses Punktes bei *Ostrea* individuelle Differenzen vorhanden sind.

Stets dagegen vermißte ich die Epicuticula bei *Anomia* und *Lima*.

Eine deutliche Epicuticula zeigen die Pectiniden. Dieselbe ist zart und dünn und leicht zerreißlich. Sie entsteht, wie

---

1) TYCHO TULLBERG: Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen; in Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Ny Följd 19. Bd., 1881, Stockholm.

ich dies schon im I. Teile kurz angegeben, in der Bucht, die sich zwischen den Papillen der vorletzten Reihe und dem von mir beschriebenen Seitenwulste findet, und zwar so, daß sie von den Epithelzellen der proximalsten Partie der vorletzten Papillen Verstärkungen erhält. Der Seitenwulst aber hat mit der Epicuticula nichts zu thun, wie ich mich bei wiederholter Durchsicht meiner früheren und an neu gefertigten Präparaten deutlich zu überzeugen vermochte; meine im ersten Teile der Arbeit enthaltene Abbildung von *Pecten pusio* (Fig. 32 l. c.) giebt die Verhältnisse genau und richtig wieder.

CARRIÈRE<sup>1)</sup>, dem J. THIELE einfach nachbetet, hat daher

---

1) CARRIÈRE unterwirft in demjenigen Abschnitte seiner oben erwähnten Arbeit, welcher das Pectenauge behandelt, den sich hierauf beziehenden Absatz meiner Publikation (I. Teil) einer eingehenden, streng sachlich gehaltenen Kritik und kommt zu dem Resultate, einen großen Teil meiner thatsächlichen Mitteilungen zu bestätigen und nur in einigen, mir wenigstens sehr nebensächlich erscheinenden, Punkten abzuweichen. Um so sonderbarer berührte mich daher der mit kleinen Lettern gedruckte Anhang der CARRIÈRE'schen Arbeit. Die Fassung desselben ist eine derartige, daß sie mir fast den Eindruck erweckt, als ob es CARRIÈRE leid gethan hat, meinen Untersuchungen über das Pectenauge zustimmen zu müssen. Denn nur so wird mir eine abfällige Kritik begreiflich, die sachlich weder geboten noch berechtigt war. Ich habe als der Erste nachgewiesen, daß die Mantelrandfäden von Lima Drüsenfäden sind. Warum CARRIÈRE die dieselben zusammensetzenden Drüsenzellen, in Erinnerung an die Ctenophoren, „Klebzellen“ nennt, ist mir unerfindlich; die Differenz kommt im Grunde auf eine Wortspielerei hinaus. CARRIÈRE hat nur in Osmiumsäure konserviertes Material benutzt; hätte er frische und auf andere Weise konservierte Drüsenfäden von Lima untersucht, so hätte er nicht die ganz hinfällige Vermutung aussprechen können, daß zwei Zellformen in denselben nebeneinander vorkommen, wo man thatsächlich nur eine Drüsenform in allerdings verschiedenen Stadien des Sekretionsprozesses antrifft, und hätte nicht leugnen können, daß im Stiel der Drüsenzellen ein Kern sich findet. CARRIÈRE's an Lima nur mit einer Methode und nur gelegentlich gewonnene Resultate sind daher irrig, soweit sie den meinigen von frischem und verschiedenartig konserviertem Materiale durch spezielle Untersuchung erhaltenen widersprechen. — CARRIÈRE erklärt ferner meinen Seitenwulst bei *Pecten* für die Stätte der Epicuticulabildung. Über dem Striche habe ich gezeigt, daß das irrig ist. Aber selbst wenn CARRIÈRE hierin Recht hätte, so wäre das noch immer kein Grund, die an der Mantelklappe von *Pecten flexuosus* von mir gefundenen Sinnesbügel a priori abzulehnen. Ich kann eine solche Kritik nicht als objektiv und als berechtigt anerkennen und kann verlangen, wie jeder Forscher gegebenen Falls



Unrecht, wenn er in seiner Arbeit „über Molluskenaugen“ (Archiv f. mikr. Anat., Bd. 33) behauptet, der von mir als Seitenorgan gedeutete Seitenwulst der Pectiniden sei die Ursprungsstätte der Epicuticula. Weswegen CARRIÈRE bei dieser Gelegenheit besonders auf die Arbeit von TULLBERG hinweist, ist mir nicht ganz verständlich, denn TULLBERG hat die Pectiniden gar nicht untersucht. Woher übrigens CARRIÈRE wissen will, daß ich die Arbeit TULLBERG's bei Abfassung des ersten Teiles des „Mantelrandes“ nicht kannte, ist mir unerfindlich. Im Litteraturverzeichnisse habe ich sie allerdings nicht aufgeführt, weil ich nur diejenigen Arbeiten in dasselbe aufgenommen habe, die mir von Bedeutung für die von mir zu erörternden Verhältnisse zu sein schienen; eine solche Bedeutung kommt der TULLBERG'schen Arbeit aber nach meinem Dafürhalten für die Histologie des Mantelrandes gar nicht, für den hier zu behandelnden Prozeß der Epicuticula-bildung in nur geringem Grade zu.

*Arcacea.* Im zweiten Teile der Arbeit ist bereits angegeben worden, daß bei dieser Ordnung in der Bucht zwischen der Innen- und Mittelfalte des Randes die Epicuticula entsteht, und daß somit ihre Lage eine derartige ist, daß sie die auf der Mittelfalte bez. auf deren innerster Komponente stehenden Augen überdeckt, ohne denselben dicht aufzuliegen. Im einzelnen erkennt man nun folgendes:

Bei *Arca Noae* erhebt sich in der genannten Bucht plötzlich ein Epithel, das aus sehr schmalen Zellen besteht (Fig. 59). Dieselben haben ungefähr eine Höhe von  $45\ \mu$  und eine Breite von  $3,6$  bis  $4,9\ \mu$ . Die Kerne sind oval, ihre Breite entspricht der der Zellen, ihre Länge beträgt etwa  $4,5$  bis  $7,2\ \mu$ , sie sind im basalen Abschnitte der Zellen gelegen. In den Zellen der Bucht finden sich bei dieser Species einige ganz wenige Pigmentkörner, kaum 3—4 in der Zelle, und zwar fast durchweg in der proximal vom Kern gelegenen Partie (Fig. 59). Dieses so geartete Epithel steigt auf der Innenfläche der Mittelfalte in die Höhe und behält seine Eigenschaften bis etwa ein Drittel der Faltenlänge bei. Nur daß jetzt die Pigmentierung der Zellen allmählich eine dichtere wird, die gelbbraunen Pigmentkörner, anfangs nur spärlich

---

von mir verlangt, daß, wer mich widerlegen will, meine Methoden nachmacht und mir den Irrtum nachweist. Die Resultate sorgfältiger Untersuchungen gelegentlich durch ein Aperçu beseitigen zu wollen, ist entschieden unzulässig.

vorhanden, erfüllen bald die Zellen in ihrer ganzen Ausdehnung. Im zweiten Drittel der Innenfläche der Mittelfalte wird dann das Epithel schnell niedriger, bis zu  $16,2\ \mu$ , während seine Breite dieselbe bleibt. Die Kerne sind kreisrund und basal gelegen. Die Pigmentierung findet sich nur noch im distal vom Kerne gelegenen Abschnitte der Zelle und ist sehr viel schwächer geworden. Im distalen Drittel der Falte, auf der Grenze zwischen ihm und dem mittleren, beträgt die Höhe der Zellen nur noch  $7,2\ \mu$ , und gleichzeitig wird die Pigmentierung wieder stärker. Dieses distale Faltendrittel hat mit der Epicuticula nichts zu thun, wohl aber die beiden proximalen Drittel.

Nachdem so die Grenzen der Bildungsstätte der Epicuticula und die Maße der dieselbe produzierenden Zellen angegeben sind, soll nunmehr das Detail folgen, das man bei Anwendung stärkster Vergrößerung (Zeiß apochromat. homogen. Immersion  $\frac{2.0}{1.50}$ , Ocular 8) erkennt. Das unter den Zellen der Bucht gelegene Gewebe, in welchem diese wurzeln, besteht aus einem dichten Geflecht von Muskelfasern und Bindegewebsfibrillen und setzt sich nicht scharf gegen die Zellen ab (Fig. 59). Die Gestalt der Zellen ist eine spindlige zu nennen. Basalwärts der Kernpartie nämlich verschmächtigen sie sich ein wenig und ebenso distalwärts derselben; doch ist die Verschmächtigung in beiden Fällen oder, was dasselbe sagen will, die durch den Kern bedingte Auftreibung nicht sehr stark. Die Zellen stehen senkrecht zu ihrer Grundfläche, sind aber, da diese sich nach oben zur Mittelfalte bogenförmig heraufzieht, schräg nach innen zur Querachse des Mantelrandes orientiert. Das Plasma der Zellen ist zart granuliert und löst sich an seinem distalen Ende in zahlreiche Fäden auf, die stumpfwinklig nach oben zur Innenfläche der Mittelfalte umbiegen und, sich dicht aneinander legend, die Epicuticula bilden (Fig. 59). Das vorhin angegebene Höhenmaß ist von der Basis der Zellen bis zur Umbiegungsstelle inklusive genommen, denn es unterscheidet sich das Plasma dieser Umbiegung in nichts vom Plasma des übrigen Zellabschnittes, man kann Zellsubstanz und Epicuticula in der That nicht trennen. Die Fäden, in welche sich die Zellen aufspalten, sind außerordentlich fein (in Fig. 59 nicht gut wiedergegeben) und in Karmin fast farblos geblieben; erst wenn sie sich zur Epicuticula zusammengelegt haben, also nach der Umbiegung, nehmen sie eine hellrote Farbe in dem genannten Reagens an. Dieselben Erscheinungen zeigen auch die pigmentierten Zellen des proximalen Drittels der Innenfläche der Mittelfalte, nur daß hier die Epicuti-

cula schon dicker ist, als auf jenen Zellen der Faltenbucht. Man sieht auch hier, daß die Zellsubstanz sich in Fäden auszieht, nur daß die Fäden sich diesmal rechtwinklig nach oben umschlagen. Dabei ist das Aussehen der Epicuticula ein lamelläres, indem die von den Zellen abstammenden Fäden sich zu schmalen Platten aneinander gelagert haben. Die Färbung in Boraxkarmin haben nur die ältesten Schichten, die also, welche der Außenfläche der Innenfalte zunächst liegen, angenommen, während die auf den Zellen aufruhenden ungefärbt sind. Das ist der Fall in der Faltenbucht und im proximalen Drittel der Mittelfalte.

Eine Ausfaserung der Epithelzellen findet sich aber im mittleren Drittel der Falteninnenfläche nicht, man sieht hier vielmehr einen deutlichen einfachen Kontur zwischen Epicuticulaschicht und freiem Zellsaume. Im proximalen Drittel der Falte sind die Zellen schräg nach oben, im mittleren senkrecht gegen die Epicuticula gerichtet.

Jenseits der Falte zeigt die Epicuticula, die stets eine zarte Haut darstellt, ein homogenes Aussehen.

Etwas anders erweist sich die Situation bei *Arca barbata* (Fig. 60). Der auffälligste Unterschied besteht wohl darin, daß hier bei dieser Art nicht bloß das Epithel der Faltenbucht und das der Innenfläche der Mittelfalte sich an der Bildung der Epicuticula beteiligen, sondern auch das Epithel der äußersten Komponente der Innenfalte. Man erkennt an letzterer folgendes. Das Epithel der Außenfläche der genannten Falte ist ein gewöhnliches, pigmentiertes Wimperepithel (Fig. 60 *pr*), das bis zu der proximalsten Partie der Falte sich gleich bleibt. Erst hier in einer ungefähren linearen Ausdehnung von  $63\ \mu$  zeigt es einen ganz anderen Charakter. Die Zellen sind pigmentlos, haben nur eine Höhe von  $3,6\ \mu$ , während die Breite nicht genau anzugeben ist, da man die gegenseitigen Konturen nicht immer deutlich sehen kann; die Kerne sind kreisrund und haben etwa  $2\ \mu$  Durchmesser. Dieses Epithel liegt nun, im konservierten Objekte wenigstens, dem Epithel der Faltenbucht so dicht auf, daß sein freier Saum und der des letzteren sich direkt berühren (Fig. 60). Das Epithel der Faltenbucht stellt einen Wulst mit gewölbter Oberfläche dar; auf der Stelle, welche etwas über den Durchmesser der Wölbung hinaus nach außen reicht, ist das Epithel der Innenfalte in eine etwa  $14,4\ \mu$  dicke, zungenartige Verlängerung ausgezogen. Das Plasma der Zellen der Innenfalte, welche an der Epicuticulabildung sich beteiligen, hat sich in Boraxkarmin gar nicht gefärbt und zieht sich

in Fäden aus, die sich an der freien Seite der Zellen, also dem freien Kontur der Zellen der Faltenbucht, zur Epicuticula aneinander lagern (Fig. 60). Die in der Bucht stehenden Epithelzellen, welche basalwärts scharf begrenzt sind, sind ziemlich gleichmäßig cylindrische Zellen, die in einer Reihe liegen (Fig. 60). Ihre ovalen Kerne, welche deutlich einen Nucleolus erkennen lassen, stehen nicht in gleicher Höhe, sondern es liegen einzelne basal, einzelne central, manche auch in der Mitte der Zellen (Fig. 60 *ep*), und dadurch kann gelegentlich der mit den Thatsachen nicht übereinstimmende Eindruck hervorgerufen werden, als ob hier ein mehrschichtiges Epithel vorhanden wäre. Das Plasma der Zellen ist sehr zart granuliert und hat sich in Boraxkarmin, namentlich in der um den Kern herum gelegenen Partie, schwach rot gefärbt. Im distalsten Abschnitte der Zellen wird es plötzlich, ohne Übergang, farblos und zerfällt in einzelne Stränge, die noch deutlicher als bei *Arca Noae* (Fig. 60) sind. Diese Fäden biegen sich in stumpfem Winkel nach oben um und legen sich eng aneinander, so mit denen, welche von den gegenüberliegenden Zellen der Außenfläche der Innenfalte stammen, die Epicuticula bildend (Fig. 60). Die Breite dieser Buchtzellen, welche schräg gegen die Achse der Innenfalte orientiert sind, ist  $4,5\ \mu$ , die höchsten unter ihnen messen  $54\ \mu$ , die niedrigeren, welche die Seiten des Wulstes bilden,  $27\ \mu$ . Die ovalen Kerne haben einen Längsdurchmesser von  $9\ \mu$ , während der Breitendurchmesser dem der Zellen entspricht. Auf der Innenfläche der Mittelfalte, von welcher nur das proximale Drittel zu der Epicuticula Beziehungen hat, ist das Epithel niedriger bis zu  $14,4\ \mu$ ; diese Zellen, welche spindelförmige, basal gelegene Kerne besitzen, gehen ganz wie die Epithelzellen der Faltenbucht in die Epicuticula über (Fig. 60).

Wie *Arca barbata* so verhalten sich *Arca tetragona*, *A. lactea* und *Nucula nucleus*.

CARRIÈRE sagt in seiner Arbeit „über Molluskenaugen“ (p. 400 l. c.): „bei allen Muscheln mit dickerem Periostracum wird dasselbe durch Sekretmassen, welche bei *Arca* z. B. von dem Epithel der Schalseseite der mittleren Falte des Mantelrandes abgesondert werden, verstärkt.“ Diese Bemerkung, die für die Siphoniaten zutrifft, ist, wie ich schon im zweiten Teile der Arbeit (cfr. l. c. p. 9 des Sonderabdruckes) in einer Anmerkung hervorgehoben und wie ich hier bewiesen habe, nicht in Übereinstimmung mit den Thatsachen. Das „Epithel der Schalseseite der mittleren Falte“, also das Epithel der Außenfläche der Mittelfalte hat mit

der Epicuticula nicht das Geringste zu thun, weder indirekt, indem seine Zellen der Epicuticula nicht anliegen, noch direkt, insofern das Epithel keine Sekretmassen absondert. Eher trifft die Bemerkung CARRIÈRE's zu für *Arca diluvii* und *Pectunculus gly-cimeris*, nur hat CARRIÈRE erstere Art nicht untersucht, letztere nicht erwähnt. Hier nämlich besteht die Epicuticula aus zwei Schichten, von denen die am Mantelrande innere, welche beim Umbiegen der Epicuticula auf die Schale die äußere wird, in der gleichen Weise entsteht, wie die einzige Schicht der oben genannten Arten, während die am Mantelrande äußere, die beim Umbiegen zur inneren wird, von einem Teile der Außenfläche der die Epicuticula erzeugenden Falte hervorgebracht wird.

**Mytilacea.** Bei dieser Ordnung hat TULLBERG die Epicuticulabildung von *Mytilus edulis* und *Modiola modiolus* untersucht. Seine Beobachtungen sind folgende. Bei *Mytilus edulis* biegt sich die der Schale außen aufliegende Epicuticula an deren Rande nach innen um und ist innerhalb des Schalensaumes in einer Falte des Mantelrandes befestigt. „Diesen eingebogenen Teil nennt er das „innere Periostracum“, den der Schale außen aufliegenden das „äußere Periostracum“. „Am äußersten Rande der Schale bei dem Punkte, wo das Periostracum von einem inneren zu einem äußeren übergeht, hat es seine volle Entwicklung erreicht, und in dem oben auf der Schale befindlichen Teile desselben findet kein weiterer Zuwachs statt. Der innere Teil nimmt gegen von innen nach außen an Dicke zu, und der innerste Teil so dünn, daß es mir nicht gelungen ist, an Querschnitten des Mantelrandes auch bei der stärksten Vergrößerung mit Bestimmtheit seine Grenze zu sehen, die jedoch ohne Zweifel im innersten Teile der Falte liegt, innerhalb welcher das Periostracum eingeklinkt ist, und in welchem sie mit ihrer der Mantelhöhle zugewandten Seite befestigt ist“ (p. 16 l. c.)<sup>1)</sup>. Die äußere Epicuticula besteht aus zahlreichen Lamellen, die im Schnitte als feine Streifen sich darstellen, schräg von innen nach außen gehen, so daß die äußeren Teile derselben näher am Schalensaume liegen. „Diese Richtung wird auch direkt auf dem inneren Periostracum fort-

1) In dem citierten Passus ist der letzte Relativsatz von „in welchem“ ab unverständlich. Soll es heißen, die Falte ist im Periostracum — das „welchem“ geht scheinbar auf Periostracum — befestigt, oder soll es heißen, das Periostracum ist in der Falte befestigt. Vielleicht liegen hier mehrere Druckfehler vor, die zu erkennen aber nicht möglich ist.

gesetzt und der jüngste Teil des Periostracum ist immer die Schicht, welche auf der der Schale zugewandten Seite des inneren Periostracum von dem Schalensaume bis an den Boden der Falte des Mantelsaumes sich erstreckt.“ Außer der Schichtung kommen in der Epicuticula Höhlungen vor, welche an dicken Häuten deutlicher als an dünnen zu sehen sind. Sie stehen mit ihrer Längsachse senkrecht zur Oberfläche der Epicuticula und liegen dicht aneinander. Der Hauptort des Wachstums der Epicuticula ist diejenige Falte des Mantelrandes, in welche die innere Epicuticula sich hineinstreckt; sobald die letztere nämlich den Schalenrand erreicht hat, nimmt sie an Dicke nicht mehr zu. Der hauptsächlichste Teil der Epicuticula wird aber von der inneren freien Oberfläche der äußeren Falte des Mantelrandes geliefert und nicht von denjenigen Zellen, welche an ihr befestigt sind. Dies geht daraus hervor, daß die Schichten der Epicuticula, welche auf der Außenseite der Schale von innen nach außen gegen den Schalensaum orientiert sind, in derselben Anordnung sich innen finden. Die jüngste Schicht liegt daher innen immer dicht an der äußeren Falte des Mantelrandes und kann in ihrer ganzen Ausdehnung von derselben berührt werden. „Der eigentliche Zuwachs des Periostracum muß also durch neue Schichten von dieser Seite her zustande kommen, weil sonst, wenn er von der entgegengesetzten Seite aus geschähe, das heißt von den festsitzenden Zellen aus, die Schichtenreihe eine ganz andere sein würde, indem dann die jüngsten Schichten parallel mit den festsitzenden Zellen liegen müßten und die Schichten sich umgekehrt erstrecken würden“ (p. 27). Die Rolle der Zellen, welche eben erwähnt wurden, ist die, daß sie die Epicuticula befestigen, und dieser Funktion kommen sie dadurch nach, daß ihr äußerer Teil sich selber in Epicuticula umwandelt. Hierbei stößt die Frage auf, „wie das Periostracum, da es auf die oben erwähnte Weise befestigt ist, je nachdem sein dem Schalenrande näher liegender Teil am Zuwachse der Schale in äußeres Periostracum übergeht, über die Zellschicht, woran es befestigt ist, nach außen geschoben werden kann“ (p. 28). Es soll das so geschehen, daß die äußersten Zellen fortwährend resorbiert oder in wirkliche Cylinderzellen umgewandelt werden, „je nachdem neue Zellen an dem innersten Rande des Periostracum sich entwickeln“. Die oben genannten Zellen — und diese Thatsache soll die geäußerte Auffassung bestätigen, — nehmen gegen den Rand der äußeren Lamelle des inneren Blattes des Mantelrandes



nach und nach an Länge ab, bis sie schließlich ganz schwinden. *Modiola modiolus* zeigt das gleiche Verhalten wie *Mytilus*.

Soweit TULLBERG. In mancher Hinsicht anders lauten die Angaben von EHRENBAUM (12), dessen Arbeit übrigens auch eine ausführliche Besprechung der über den hier uns beschäftigenden Gegenstand vorhandenen Litteratur bringt. Die Epicuticula ist nach diesen Autor mit ihrem äussersten Ende in einer Vertiefung des Mantelrandes befestigt, von dem sie entsteht. Sie wächst von der Ursprungsstelle bis zum Schalenrande allmählich. Die Epicuticula erscheint bei makroskopischer Betrachtung glatt, „unter dem Mikroskope bemerkt man jedoch auf günstigen Flächenansichten ein System von sehr feinen parallelen Rillen, die auf senkrecht zu ihrer Richtung geführten Querschnitten eine feinzackige Ausrandung hervorrufen (l. c. p. 6).“ Diese rillige Außenfläche der Epicuticula liegt den „Epithelzellen des betreffenden Mantellappens“ auf (damit ist die von mir als Außenlamelle bezeichnete Partie gemeint, cfr. II. Teil). Die Epicuticula enthält Höhlungen, die sich bis zur Ursprungsstelle verfolgen lassen; sie sind in den jüngsten Teilen der Epicuticula spärlich und groß, dem Schalenrande zu klein und zahlreich. Auf Schnitten erscheinen diese Höhlungen zunächst, d. h. in den basalen Partien der Epicuticulafalte, als flache, sich allmählich vertiefende Ausrandungen, die weiter distalwärts sich schließen und in das Innere der Epicuticula hineinwandern. „Die Höhlenbildung selbst hat man sich jedenfalls so zu erklären, dass eine ganz bestimmte Zone des Epithels unvollkommen sezerniert, daß aber später beim Fortrücken der Cuticularmasse die entstandenen Löcher von gleichmäßig sezernierenden Teilen des Epithels mit einer kontinuierlichen Decke versehen werden“ (p. 7 l. c.). (Dieses angeblich ungleichmäßig sezernierende Epithel ist, wie ich nebenbei bemerken möchte, das Epithel der Innenfläche der Außenlamelle; cfr. II. Teil Fig. 17). Bezüglich der feineren histiologischen Verhältnisse bestreitet EHRENBAUM zunächst die Richtigkeit der Angabe von TULLBERG, dass die Epithelzellen, die sich an der Epicuticula beteiligen, sich zerfasern; seinen Beobachtungen nach erscheint vielmehr jede Zelle auf der ganzen Länge des mittleren Mantellappens „mit deutlichen Grenzen, deutlichem Kerne und gleichmäßig körnigem Inhalte“ (l. c. p. 38). Nur einmal hat EHRENBAUM die oberflächliche Zone eines Teiles der Epithelzellen von streifigem Aussehen gefunden, also ähnlich, wie es TULLBERG zeichnet, indessen konnte er feststellen, daß die feineren Streifen nicht den Epithelzellen

selber angehörten, sondern vielmehr von der unteren den Zellen aufliegenden Seite der Epicuticula herrührten und nur sichtbar waren infolge einer schrägen, bei den welligen Biegungen der Epicuticula leicht erklärlichen Schnittrichtung.

Das sind die Angaben, die EHRENBAUM über *Mytilus* gemacht hat; seine anderen andere Species betreffenden Darstellungen sollen später berücksichtigt werden.

Meine eigenen Beobachtungen über die Epicuticulabildung bei *Mytilus edulis* ergaben mir folgende Resultate:

Die Epicuticula entsteht, wie dies im II. Teil bereits angegeben wurde, von der Aussenfläche der Mittellamelle. (Über die Bezeichnung cfr. II. Teil). Das Epithel der Außenlamelle auf der der Epicuticula zugewandten Seite sowie das Epithel der Innenfläche der Mittellamelle sind in ihrem histiologischen Eigentümlichkeiten ebenfalls im II. Teile bereits geschildert worden. Indem ich auf den betreffenden Abschnitt verweise, will ich hier nur hervorheben, daß die Abbildung, die EHRENBAUM vom Innenepithel der Außenlamelle giebt (12, Fig. 5 b), von der meinigen (II. Teil Fig. 17) ganz bedeutend abweicht; EHRENBAUM zeichnet z. B. in den Zellen keinen Kern. Die Differenz ist darauf zurückzuführen, daß EHRENBAUM sein Material in Chromsäure fixiert hat; dieses Reagens ist aber für die Untersuchung mariner Mollusken eines der gefährlichsten, weil es niemals gute Bilder liefert und weil die von ihm hervorgerufenen Artefacte in ganz unregelmäßiger und unkontrollierbarer Weise voneinander verschieden sind.

Das eigentümliche, hohe Epithel, welches die Innenfläche der Außenlamelle auszeichnet, ist auch noch in der Bucht zur Mittellamelle vorhanden und setzt sich eine kurze Strecke noch auf auf den Fuß der letzteren fort. Der epitheliale Belag hat an dieser Stelle die Gestalt eines Hügels, der auf dem Durchschnitte die Form eines gleichschenkligen Dreiecks besitzt. Die Zellen gleichen vollständig denen der Innenfläche der Außenlamelle, nur sind sie pigmentfrei. Da, wo dieses Epithel an der Außenfläche der Mittellamelle aufhört, beginnt die Region der Epicuticula, mit welcher das Epithel des Fußes und das der Außenlamelle keinen Zusammenhang haben. Die gegenteiligen Angaben von TULLBERG und EHRENBAUM sind mir um so weniger verständlich, als keiner von den beiden Autoren, die einen solchen Zusammenhang behaupten, ihn abgebildet hat; die EHRENBAUM'sche Figur 5 (12, l. c.

Taf. I) namentlich, welche zum Teil unnatürliche Verhältnisse wiedergibt, spricht eher gegen als für die Behauptung jener Forscher.

Das Epithel der Außenfläche der Mittellamelle, von dem die die Epicuticula entspringt, zeigt einen ganz eigenartigen Charakter. Die Zellen, welche schräg gegen die Längsachse der Falte und somit auch schräg gegen die Epicuticula orientiert sind (Fig. 61 *a*, *ep*), sind in ihren gegenseitigen Konturen sehr undeutlich, wie ich im Anschlusse an TULLBERG gegen EHRENBAUM finde. Die Epithelzellen sind sehr in die Länge gezogen und enthalten ovale Kerne, die indessen nur undeutlich sichtbar sind (Fig. 61 *ep*); dieselben färben sich in Hämatoxylin nur angehaucht blau. Das Plasma der Zellen zeigt, wie ich wiederum im Gegensatze zu EHRENBAUM hervorheben muß, in deren ganzer Länge einen deutlichen Zerfall in nicht zu zarte Stränge, die im basalen Teile der Zellen fast an die von den gewöhnlichen indifferenten Epithelien her bekannte wurzelförmige Ausfaserung erinnern, distalwärts des Kernes sich direkt in die Epicuticula fortsetzen (Fig. 61 *ep*). Diese Epicuticula, die im proximalen Abschnitte der Lamelle sehr dünn ist, färbt sich sofort, d. h. dicht auf den Zellen der basalen Partie der Lamelle in Orange-Hämatoxylin leuchtend orange und unterscheidet sich dadurch von den gewöhnlichen cuticularen Zellsäumen auf das schärfste, die ausnahmslos in der genannten Doppelfärbung sich nur blaßgelb tingieren. Die Stäbchenstruktur der Zellen ist in der ganzen Ausdehnung der Lamellen-Außenfläche zu erkennen, am deutlichsten allerdings in deren basaler Partie, weil hier die Zellen sich etwas intensiver gefärbt haben, als in den distalen Abschnitten, wo sie so blaß sind, daß sie als Zellen nur durch ihre Kerne erkannt werden können (Fig. 61 *ep*). In der äußersten Lamellenspitze allein ist die Stäbchenstruktur undeutlich und es gewinnt stellenweise den Anschein, als ob die Zellen ganz fehlen. Die Substanz der Lamelle ist an dieser Stelle so reduziert, daß es fast aussieht, als ob die Zellen der Innenfläche der Epicuticula direkt anliegen (Fig. 61 *c*). Während in der proximalen Partie der Lamelle die Epicuticula eine sehr dünne Membran darstellt und infolge dessen als besonderes Gebilde nur durch ihre intensive Färbung diagnostizierbar ist (Fig. 61 *a*, *cu*), ist die Grenze zwischen ihr und den sie erzeugenden Zellen von der Mitte der Lamelle ab sehr deutlich, infolge der nunmehr in ihr auftretenden

Struktur (Fig. 61 b). Es schiebt sich nämlich zwischen die in Orange-Hämatoxylin leuchtend orange gefärbte Partie — ich werde mich in der folgenden Beschreibung wesentlich an diese Färbung halten — welche allmählich an Dicke zunimmt, und die Epithelzellen eine Substanz ein, die anders strukturiert und anders gefärbt ist. Diese Schicht ist anfänglich ganz schmal, wird aber bald so stark, dass sie die erste Schicht um ein Vielfaches an Dicke übertrifft. Sie färbt sich bläulich und zwar in der Abstufung, dass sie dicht an den Zellen ganz blaß ist, nach außen zu etwas dunkler wird; sie setzt sich somit von der orangenen Schicht scharf ab. Gleichzeitig zeigt sie eine deutliche Querstreifung (Fig. 61 b). Die Streifen, welche sich als zarte blaue Linien präsentieren, die an der Außenpartie intensiver gefärbt sind als innen, liegen sehr dicht nebeneinander, sind parallel und stehen senkrecht auf der Lamellenachse, bilden also mit den Zellsträngen einen proximalwärts offenen stumpfen Winkel (Fig. 61 b, x). Etwas distal der Mitte findet sich in der blauen Schicht eine dieselbe halbierende spindelförmige Anschwellung (Fig. 61 b, y), in deren Achse ein heller, doppelt konturierter Streifen zu sehen ist. Nach dem Schwinden der Anschwellung wird auch die Streifung schwächer, die Streifen selber, welche nach wie vor den Zellen aufliegen, färben sich intensiv gelb und sind von der äußersten Partie durch eine blaue Schicht getrennt. In dieser Gegend, etwas distal der Mitte der Lamelle, haben wir also folgenden Bau der Epicuticula (Fig. 61 b und c, cw). Zu innerst die stäbchenförmig strukturierten Zellen, dann die gelb gefärbte geriefte Schicht und von ihr sich un deutlich absetzend eine intensiv gelbe homogene Schicht. Auf dieselbe folgt eine bläulich gefärbte Schicht, die ungefähr halb so breit ist wie die vorigen zusammen, und auf diese zu äußerst wieder eine leuchtend orange gefärbte schmale Partie. Letztere ist die direkte Fortsetzung der einfachen homogenen Epicuticula der proximalen Partien der Lamelle; die Grenzen der einzelnen Schichten gegen einander sind nicht sehr scharf (Fig. 61 b).

Etwas anders, als ich es eben gethan, schildert EHRENBAUM den Bau der Epicuticula; ich glaube aber nicht nötig zu haben auf die Abweichungen einzugehen, da EHRENBAUM nicht die mit dem sie erzeugenden Epithel noch zusammenhängende Epicuticula, sondern die jenseits der Lamelle auf der Schale innen aufliegende als Objekt seiner Darstellung gewählt hat.

In der äußersten Schicht der Epicuticula treten im distalsten Abschnitte der Lamelle im Schnitte halbmondförmig erscheinende

Einbuchtungen auf (Fig 61 c, r) — die „Höhlungen“ von EHRENBAUM —, welche bis auf die bläuliche Schicht gehen, die jenseits der Falte in der Epicuticula nicht mehr vorhanden ist, ebensowenig wie die gestreifte Partie. Die Einbuchtungen rücken allmählich in das Innere der Epicuticula und erscheinen als Höhlungen derselben (Fig. 61 c). EHRENBAUM meinte, daß sie im natürlichen Zustande jedenfalls mit Flüssigkeit gefüllt sind, die beim Präparieren durch Luftblasen verdrängt würde. Ob die Annahme, daß in den Höhlungen Flüssigkeit sich findet, richtig ist oder nicht, will ich nicht entscheiden; auffällig und zugleich interessant ist es, daß dieselben in Orange-Hämatoxylin sich veilchenblau färben, was in Fig. 61 c durch den dunklen Ton wiedergegeben ist.

Eine eigentümliche Abweichung zeigte sich in einigen meiner Präparate; die Abweichung betraf nicht den Modus der Epicuticulabildung, wie er bisher besprochen wurde — der war vielmehr derselbe —, sondern die Abweichung betraf die Konfiguration der Lamelle, von welcher die Epicuticula entsteht (Fig. 62). Im zweiten Teile dieser Arbeit unterschied ich bekanntlich die Mantelzacke und die Außenfalte, von welchen letztere in drei Lamellen zerfällt; die mittlere derselben ist es, von welcher die Epicuticula entsteht. In den erwähnten Präparaten nun waren vier Lamellen vorhanden; das Epithel der Innenfläche der vierten und das der Außenfläche der zweiten Lamelle — diese ist das eine Novum — gleichen einander vollkommen und entsprechen dem Epithel der Innenfläche der Außenlamelle der normalen Präparate. Die dritte Lamelle ist die frühere Mittellamelle; hier nun sieht man — und das ist das zweite Novum —, daß die Epicuticula von den beiden Seiten derselben, der Außen- und Innenseite, entsteht, sich also aus zwei ganz gleich strukturierten Blättern zusammensetzt, von denen jedes einzelne Blatt die vorhin beschriebenen Eigentümlichkeiten zeigt (Fig. 62 cu). Leider war in den betreffenden Präparaten die Epicuticula nicht in voller Ausdehnung erhalten, sondern von der Mitte ab distalwärts mit dem Epithel abgerissen, so daß die Übereinstimmung nur für die proximalen Partien der Lamelle gilt und daß namentlich nicht beobachtet werden konnte, ob und in welcher Weise sich beide Blätter aneinander legten. Als drittes Novum kommt endlich hinzu, daß die Lamelle an ihrer Spitze eine tiefe, bis zu einem Drittel der Höhe gehende Spalte zeigt (Fig. 67). Dieselbe ist mit Epithel ausgekleidet und dieses gleicht dem der Innenfläche der normalen Mittelfalte. Die soeben geschilderte Erscheinung ist auf Schrägschnitte durch den

Mantelrand sicher nicht zurückzuführen, denn ich wüßte nicht, wie bei einer abweichenden Schnittrichtung das Bild, namentlich die zweite der äußeren gleichende Falte zustande kommen sollte.

Über den Ort, an dem bei *Lithodomus dactylus* die Epicuticulabildung stattfindet, habe ich mich bereits ausführlich im zweiten Teile geäußert: er ist, wie bei *Mytilus*, die Außenfläche der Mittellamelle. Von dem Epithel der zwischen letzterer und der Außenlamelle vorhandenen Bucht ab findet sich an der betreffenden Fläche die Epicuticula. Die Epithelzellen, welche dieselbe bilden, sind, ganz wie bei *Mytilus*, von unten nach oben außen schräg gegen die Lamellenachse orientiert; hier wie dort zeigt das Plasma dieser Zellen einen Zerfall in Stränge. Die basale Grenze der Zelle ist undeutlich; bis an sie heran reichen die Muskelfasern. Die Epicuticula ist von Anfang an durch ihre eigentümliche, mit der bei *Mytilus* konstatierten übereinstimmende Färbung von ihren Epithelzellen scharf abgesetzt. An den basalsten Partien der Lamelle ist die Epicuticula schmal, nimmt aber rasch an Dicke zu und übertrifft hierin die gleiche Bildung von *Mytilus*. Sie zeigt eine Zusammensetzung aus zwei Schichten. Dicht auf den Zellen ist sie homogen, und diese homogene Schicht erhält sich als ein doppelt konturierter Saum auf der Innenfläche bis über die Lamelle hinaus. Die äußere Schicht hat einen blättrigen Bau; die Blätter, breit und wellig gebogen, sind kurz, schräg gegen die Falte orientiert, in derselben Verlaufsweise wie die Stränge des Protoplasma der Zellen. Die Blätter enden außen in einen homogenen, im Anfange kaum wahrnehmbaren Saum, welcher an Dicke erst jenseits der Falte zunimmt. Derselbe ist in allen Farbstoffen ungefärbt geblieben und hat daher ein gelbliches leicht glänzendes Aussehen im scharfen Gegensatze zu der intensiv gefärbten Innenschicht. Erst jenseits der Außenlamelle nimmt dieser Saum der Epicuticula rasch an Dicke zu, um bald ganz so stark zu sein, wie die innere Schicht. Gleichzeitig wird der Innenkontur der Innenschicht zackig, die Fläche also wellig; die Zacken stehen weit auseinander. Es besteht somit die Epicuticula an der Stelle, an welcher sie nach außen auf die Schale umbiegt, aus zwei Schichten, aus einer hellen farblos bleibenden äußeren und aus einer sich intensiv färbenden inneren, welche letztere im Anfange blättrig ist, von da ab, wo die Zacken an ihr auftreten, aber homogen erscheint, zum wenigsten keine Blätterbildung mehr wie anfänglich zeigt. Wohl kann man aber an



dieser Schicht noch eine Art Struktur erkennen. Man sieht nämlich einen breiten, sich intensiv färbenden innersten Doppelkontur, auf welchen nach außen eine homogene Partie folgt, die eine Spur heller gefärbt ist als der Kontur, und endlich einen schmalen, wiederum intensiv gefärbten doppelten Kontur, der die Schicht gegen die äußere abgrenzt. Und ebenso erkennt man in letzterer zwei etwas dunkle, glänzende Grenzstreifen und eine breite helle Mittelpartie. Ob die geschilderten Erscheinungen aber wirklich Struktureigentümlichkeiten oder bloß optische Phänomene sind, bleibe dahingestellt.

*Modiola barbata* zeigt im wesentlichen mit *Mytilus* übereinstimmende Verhältnisse.

Wenn ich diese meine Beobachtungen nunmehr in Parallele bringe mit den weiter oben referierten Angaben von TULLBERG und EHRENBAUM, so ergibt sich zunächst, daß ich mit jenen beiden Autoren nur insofern übereinstimme, als ich gleich ihnen die Außenfläche der Mittellamelle für die Epicuticula in Anspruch nehme. Der Angabe beider Forscher, daß das Epithel der Innenfläche der Außenlamelle ebenfalls, nach TULLBERG sogar in hervorragendem Maße an der Bildung der Epicuticula beteiligt ist, muß ich ganz entschieden widersprechen. Keiner von beiden hat auch nur den geringsten thatsächlichen Beweis für diese Angabe vorgebracht. Wenn das Epithel an dem Prozesse in irgend einer Weise beteiligt wäre, etwa, um mit CARRIÈRE zu reden, „Sekretmassen“ absonderte, so müßte man doch irgendwie an gut konserviertem Materiale diese Massen oder die sonstige Beteiligungsart zu Gesicht bekommen, so wie es Fall ist bei den Siphoniaten (cfr. z. B. Fig. 64 von *Cardium edule*). Davon ist hier bei den Mytilaceen aber gar keine Rede; die Zellen der genannten Lamelle liegen mehr oder weniger weit von dem äußeren Kontur der Epicuticula entfernt, berühren denselben jedoch nicht und senden weder Sekret- noch Fasermassen zur Verstärkung der Epicuticula ab. EHRENBAUM's hierher gehörige Figur zeigt die betreffenden Zellen ganz entstellt, wie das aus den oben angegebenen Gründen auch nicht anders möglich war; ebenso ist an der TULLBERG'schen Figur nichts zu erkennen, was die behauptete Beteiligung auch nur wahrscheinlich machte. Denn ich halte es für vollständig ausgeschlossen, daß die accessorischen Massen, Sekretmassen im Sinne CARRIÈRE's, sich dem Blicke entziehen könnten, eben weil die anderen Ordnungen dieselben ganz deutlich zeigen.

Die Annahme oder vielmehr die Behauptung, daß das Innenepithel der Außenlamelle die Epicuticula mitbilde, gründen TULLBERG wie anscheinend auch EHRENBAUM, wenn letzterer Forscher auch nicht *expressis verbis*, lediglich auf eine theoretische Überlegung. Betrachtet man nämlich die Schichtung, welche die Epicuticula an der Mantelrandlamelle darbietet, so wird man, wie TULLBERG meint, die zu äußerst liegende Partie als die ältere, die innere als die jüngere ansprechen müssen. Da nun die Epicuticula beim Umbiegen zur Schale ihre Schichtenbildung beibehält, so würden danach die älteren Partien auf der Schale liegen, die jüngeren dagegen in direkter Berührung mit dem Seewasser sein. Dies hält TULLBERG für unmöglich und darum muß das Hauptwachstum an der Innenfläche der Außenlamelle stattfinden; ist das aber der Fall, so sind auch nach dem Umbiegen die jüngsten Schichten auf der Schale liegend zu treffen. Der Gedanke ist logisch durchgeführt und gegen die Folgerung ließe sich nichts einwenden, wenn die Prämisse, auf welcher die Überlegung basiert, richtig wäre. Das ist aber meines Dafürhaltens nicht der Fall und darum auch die Außenlamelle, deren Beteiligung mikroskopisch nicht nachweisbar ist, bei der theoretischen Überlegung beiseite zu lassen. Ich finde nämlich durchaus nicht dargethan, daß die Schichten, welche die innere Epicuticula zeigt, solche Verschiedenheiten darbieten, wie sie TULLBERG anzunehmen scheint, wenn er von jungen und alten Schichten spricht: also wohl Verschiedenheiten, die in einer bei den jungen weichen, bei den alten harten Konsistenz bestehen werden. Die weiter oben im einzelnen besprochenen Färbungseigentümlichkeiten beweisen, daß fast unmittelbar auf den Zellen der Lamelle die Epicuticula dieselben Eigenschaften zeigt, wie in ihren äußeren Partien. Die zu beobachtenden Struktureigentümlichkeiten (parallele Streifung etc. bei *Mytilus*, blättriger Bau bei *Lithodomus*) kommen nur in Betracht für die Strecke auf der Lamelle; jenseits dieser sind dieselben, welche als Altersunterschiede gedeutet werden können, nicht mehr vorhanden und die Epicuticula ist innen so hart wie außen. So betrachtet bietet die nur auf dem Epithel der Außenfläche der Mittellamelle sich vollziehende Bildung der Epicuticula dem Verständnisse gar keine Schwierigkeiten und es liegt daher auch keine Nötigung vor, sich gedanklich einen Prozeß zu konstruieren, der thatsächlich nicht stattfindet.

Sind die Angaben TULLBERG's über die Entstehung der Epicuticula von den Zellen der Außenlamelle, wie sich eben herausgestellt hat, irrig, so sind seine Ansichten über die Beziehungen, welche zwischen den Zellen der Mittellamelle und der Epicuticula herrschen, mir gänzlich unverständlich. TULLBERG meint nämlich, wie aus den oben gegebenen Citaten und Referaten erinnerlich, daß die der Mantelhöhle zugewandte Seite der inneren Epicuticula mit den darunter liegenden Zellen vereinigt sei, und sieht den Zweck dieser Einrichtung darin, die Epicuticula zu befestigen. Diese Befestigung geschieht dann so, daß der äußere Teil der Zellen sich in Epicuticula umwandle. Ich bekenne offen, daß es mir ganz unmöglich gewesen ist, diesem Gedankengange TULLBERG's einen histiologischen Sinn unterzulegen. Ich verstehe nicht, was das heißen soll: gewisse Zellen dienen zur Befestigung der Epicuticula und thun dies, indem sie sich an ihrer Bildung beteiligen. Daß ein cuticulares Produkt auf seiner Matrix haftet, an derselben also befestigt ist, ist selbstverständlich; es haftet, eben weil es hier gebildet wird. Aber zu sagen, wie es hier TULLBERG thut: ein cuticulares Gebilde wird von gewissen Zellen abgesondert, damit es auf denselben haften kann, das heißt den cellularphysiologischen Prozeß umkehren, die Wirkung, i. e. das cuticulare Gebilde, gewissermaßen zur Ursache zu machen. Mit den gäng und gäben Vorstellungen läßt sich der TULLBERG'sche Gedankengang meiner Auffassung nach in gar keine Verbindung bringen; was aber dem Autor eigentlich vorgeschwebt hat, ist mir unerfindlich.

Nicht minder sonderbar ist die Ansicht TULLBERG's, daß Zellen, welche ursprünglich an der Bildung oder Befestigung der Epicuticula beteiligt waren, bei dem Verschieben derselben, das infolge ihres Wachstums stattfindet, resorbiert oder in wirkliche Cylinderzellen umgewandelt werden sollen. Daß Zellen, die für die Weiterbildung einer cuticularen Membran wertlos geworden sind, resorbiert werden können, ist möglich, nur in dem hier vorliegenden Falle nicht wirklich. Was das aber heißen soll, daß diese Zellen, falls sie nicht verschwinden, in wimpernde Cylinderzellen umgewandelt werden, ist mir gänzlich unbegreiflich. Ich bin absolut nicht imstande, mir auch nur einigermaßen ein Bild von dem cellularen Prozesse zu machen, den TULLBERG dabei im Sinne gehabt, und die Bedeutung dieses Prozesses zu verstehen. Ich kann nur sagen, daß dieser wie der vorhin kritisierte Gedankengang TULLBERG's auf ganz unklaren und unmöglichen Vorstellungen über histiologische Vorgänge basiert.

Klarer in der Darstellung und klarer in der Auffassung ist EHRENBAUM. Worin ich von ihm differiere, habe ich bereits auseinandergesetzt; daß ich daher auch seine Theorie von der ungleichmäßigen Sekretion der Zellen an der Innenfläche der Außenlamelle nicht acceptiere, ist nur eine notwendige Folge dieser Differenz.

**Unionacea.** Im zweiten Teile dieser Arbeit (p. 77 des Sonderabdruckes) habe ich angegeben, daß die äußerste Papillenreihe an ihrer Außenseite die Epicuticula trägt. Diese Notiz bedarf einer Berichtigung. Nicht die äußerste Papillenreihe ist Sitz der Epicuticulabildung, sondern die Außenfalte selber; dieselbe teilt sich nämlich in zwei Lamellen und von der Außenfläche der inneren von ihnen entsteht die Epicuticula. Das Epithel der Innenfläche der Außenlamelle ist ein hohes Cylinderepithel mit stäbchenförmigen Kernen; die Epithelzellen der Außenfläche der Innenlamelle sind dagegen niedrig bis zum distalen Viertel. Dieses hat mit der Epicuticula nichts zu thun, die basalen drei Viertel dagegen sind die Stätte, wo die Epicuticula entsteht. Dieselbe ist ein dünnes völlig homogenes Häutchen, das sich sehr leicht von seiner zelligen Matrix löst, wie dies auch TULLBERG für *Margaritana margaritifera* angegeben hat. Die Färbung der Epicuticula entspricht ganz der bei den Mytilaceen konstatierten. Die Zellen, welche die Epicuticula bilden, bieten nur eine Andeutung von Stäbchenstruktur dar.

Vorstehende Angaben beziehen sich auf *Unio pictorum* und *Anodonta anatina*. Sie decken sich im wesentlichen mit der Schilderung TULLBERG's von *Margaritana margaritifera*. Da in meinen Präparaten die Epicuticula nur wenig über die Lamelle hinaus erhalten war, so konnte ich auch nicht feststellen, ob bei den von mir untersuchten Arten sich eine gleiche Faltenbildung zeigt, wie bei der von TULLBERG behandelten Species. Die theoretischen Erwägungen, die der schwedische Forscher an seine thatsächlichen Auseinandersetzungen knüpft, stehen in innigem gedanklichem Konnex mit denen, die er bei *Mytilus* geäußert hatte; da ich letztere bereits eingehend kritisiert habe, so kann ich davon absehen, die von ihm bei *Margaritana* vorgebrachten zu besprechen.

Die Epicuticulabildung, wie ich sie bei den *Lucinacea* gefunden habe, erinnert in vielen Punkten an die der Mytilaceen. Bei *Astarte fusca* ist das Epithel der Außenfläche der Mittelfalte, das aus kubischen Zellen besteht, fein gestreift, und zwar gehen die

Streifen von den Basen der Zellen schräg nach außen und oben gegen die Epicuticula hin. Letzere ist ein sehr zartes, homogenes Häutchen, das fest auf seiner Unterlage haftet und sich von Anfang an ziemlich intensiv, im selben Sinne wie bei *Mytilus*, färbt. Nach EHRENBAUM sollen bei *Astarte borealis* „zwei von den vorhandenen drei Mantellappen, der innerste nur zum Teil an der Abscheidung der Epicuticula beteiligt“ sein. Ist das richtig, so lägen bei den beiden Arten der Gattung *Astarte* vollkommen verschiedene Verhältnisse vor. Indessen bringe ich den Angaben von EHRENBAUM, soweit sie die Epicuticula betreffen, nicht allzuviel Vertrauen entgegen. Seine schematischen Zeichnungen, die nach Schnitten von ungenügend konserviertem Materiale gemacht wurden, zeigen eigentlich gar nichts; außerdem aber hat er bei vielen Siphoniaten, die ich selber untersucht habe, die Situation vollständig verkannt, so daß die Wahrscheinlichkeit vorhanden ist, es seien ihm auch bei den von mir nicht bearbeiteten Species Irrtümer passiert.

Ahnlich wie bei *Astarte* bildet sich die Epicuticula bei *Cardita sulcata* und *Lucina spinifera*.

Die Epicuticula der übrigen im ersten Abschnitte dieses Teiles behandelten Siphoniatenordnungen — von den Pholadaceen habe ich keine guten Präparate über diesen Punkt erhalten, kann daher auch von ihnen hierüber nichts aussagen — zeigt allenthalben deutlich eine Zusammensetzung aus zwei Partien, welche sich durch ihre differente Färbung auf das schärfste unterscheiden (Fig. 63—65 *cu*). Die eine Partie, welche stets die dünnere ist, färbt sich in Bismarckbraun rötlichbraun, in Orange-Hämatoxylin leuchtendorange, in Eosin-Hämatoxylin flammendrot. Die andere Partie, welche stets die dickere ist, hat sich in den genannten Tinktionsmitteln blaßgelbbraun, blaugrau bez. blaßviolett gefärbt. Jene stellt die mehr hornartige, diese die mehr weiche Substanz dar. Beim Verlassen des Mantelrandes und vor dem Übergange zur Schale wird die blasse Partie schwächer, übertrifft aber immer noch die intensiv gefärbte um ein bedeutendes an Masse. Das Verhalten der Epicuticula auf der Schale habe ich hier so wenig wie früher untersucht.

Die Einzeldarstellung will ich mit *Cyprina islandica* beginnen. Der Ort der Entstehung der Epicuticula bei dieser Art ist, wie bereits früher angegeben, die Bucht zwischen Innen- und Außenfalte bei der die Siphonen begleitenden Doppelfalte (Fig. 63) und die Bucht zwischen sekundärer Mittelfalte und

Außenfalte im Rande. In beiden Regionen sind selbstverständlich die Verhältnisse in voller Übereinstimmung; ich will mich in der folgenden Beschreibung an die Doppelfalte der Siphonen halten.

Das Epithel der Außenfläche der Innenfalte besteht aus Cylinderzellen, welche eine Höhe von ungefähr  $18\ \mu$  bei einer Breite von nur  $3\ \mu$  haben. Die Kerne derselben sind klein und kreisrund, meist basal, seltener central gelegen. Das Epithel der Außenfalte wird von Cylinderzellen gebildet, deren Höhe  $54\text{--}72\ \mu$  beträgt, während sie in der Breite nur  $2\text{--}3\ \mu$  messen. Die Kerne liegen an der Grenze des basalen und mittleren Drittels der Zellen, manchmal auch ganz central, sind von ovaler Gestalt und haben einen Längsdurchmesser von etwa  $9\ \mu$ , während ihr Breitendurchmesser dem der Zellen entspricht. Die beiden Partien, aus welchen sich, wie oben angemerkt, die Epicuticula der Siphoniaten zusammensetzt, verteilen sich so, daß die dünne intensiv gefärbte von den Zellen der Außenfläche der Innenfalte (Fig. 63 as), die breite blasse von den Zellen der Innenfläche der Außenfalte entsteht (Fig. 63 is). Die Höhe und Außenfläche der letzteren hat mit der Epicuticula nichts mehr zu thun (Fig. 63). Die intensiv gefärbte Partie ist nach dem Umbiegen auf die Schale die äußere, die blasse die innere; mit Rücksicht auf dieses Verhältnis will ich hier und bei den übrigen Siphoniaten jene die Außenschicht, diese die Innenschicht nennen. Man muß aber dabei festhalten, daß im Mantelrande erstere nach innen von letzterer gebildet wird. Beide Schichten liegen von Anfang an in der Bucht zwischen beiden Falten eng aneinander und bleiben auch miteinander verbunden bis zum Umbiegen auf die Schalenaußenfläche (Fig. 63 cu). Die Außenschicht ist in der Tiefe der Faltenbucht sehr zart und fein und ist nur durch ihre prägnante Färbung kenntlich; nach der Spitze der Falte zu wird sie etwas dicker und erscheint als ein doppelt konturierter Saum. Sie ist mit den unter ihr liegenden Zellen, ihrer Matrix, so innig verbunden, daß, wenn sie durch den Zug des Messers beim Anfertigen des Schnittes abgehoben ist, die distalen Ränder der Zellen wie ausgegagt erscheinen. Die Zellen selber lassen bei Anwendung starker Linsensysteme eine deutliche Längsstreifung ihres Plasma erkennen, in der gleichen Weise, wie dies bei *Mytilus* zu beobachten war. Die Streifen sind untereinander parallel, schräg zur Epicuticula gerichtet und gehen in dieselbe kontinuierlich unter Veränderung ihrer Färbbarkeit über.



Die Innenschicht, welche die blaß gefärbte ist, ist in der Bucht, da wo beide Falten eng aneinander liegen, ziemlich schmal, nimmt aber bald an Masse bedeutend zu (Fig. 63 is). Sie liegt ebenfalls ihrer Matrix dicht auf und es ist nicht ohne Interesse zu sehen, daß da, wo die Epithelzellen im Schnitte sich in Zotten gelegt haben, die Innenschicht der Epicuticula schopfförmig aus den Zottenbuchten herausragt. Wo sie sich von den Epithelzellen abgehoben hat, bieten diese das gleiche Aussehen an ihrer freien Fläche dar, wie bei der Außenschicht. Das Plasma der Epithelzellen ist hier stets homogen. Während an der Außenschicht eine Struktur nicht zu erkennen ist, zeigt die Innenschicht der Epicuticula stellenweise eine Zusammensetzung aus Lamellen, die allerdings erst in nicht unbeträchtlicher Entfernung vom Epithel auftreten.

EHRENBAUM (12) giebt an, daß bei *Cyprina* die normalen, d. h. die niedrigen Zellen der Außenfläche der Mittelfalte im Mantelrande die Epicuticula bilden, während die hohen Zellen auf der Innenfläche der Außenfalte das Dickenwachstum derselben bedingen. „Dies erscheint gerade hier bei *Cyprina* um so plausibler, als die Epicuticula beim Verlassen der Mantelfalte nur noch sehr dünn ist und von hier ab eine ganze Strecke frei verläuft, bis sie bedeutend verdickt den Schalenrand erreicht. Gerade dieser Umstand, daß die Epicuticula auf einer großen Strecke, wo sie fortwährend an Dicke zunimmt, frei zu verlaufen scheint, berechtigt zu der Annahme, daß die langen Zellen, welche auf der Oberfläche des Mantels noch in außerordentlicher Ausdehnung vorhanden sind, das Dickenwachstum der Schale ermöglichen. Die Berührung dieser Zellen mit dem frei erscheinenden Teile der Epicuticula wird durch die außerordentliche Beweglichkeit des Mantelrandes in der vollkommensten Weise garantiert (l. c. p. 41).“ Aus diesen Worten geht hervor, daß EHRENBAUM zwar manches erraten, aber nichts beobachtet hat, was auch aus seiner hierher gehörigen Figur 21 zu schließen ist. Die Zweischichtigkeit der Epicuticula, die von Anfang an zu konstatieren ist, ist ihm vollkommen entgangen und demzufolge auch die Art und Weise, wie sich die Epithelzellen auf der Innenfläche der Außenfalte an dem Prozesse beteiligen. Diese Beteiligung braucht man nicht anzunehmen, man kann sie direkt beobachten. Ganz sonderbar aber mutet der letzte Satz der oben citierten Stelle aus EHRENBAUM'S Arbeit an. Denn was die Möglichkeit, daß die hohen Zellen der Außenfalte sich mit der Epicuticula berühren — eine Möglichkeit,

welche, wie aus meiner Figur 63 erhellt, niemals zur Wirklichkeit wird, sondern durch das Vorhandensein der Innenschicht eine thatsächliche Unmöglichkeit ist —, dazu beitragen soll, daß die Epicuticula an Dicke zunimmt, kann ich nicht verstehen. Hier offenbart EHRENBAUM ähnliche verworrene Anschauungen über cellulare Vorgänge, wie TULLBERG.

Bei *Cardium edule* findet sich die Stätte der Epicuticula-bildung, wie bereits früher angegeben wurde, zwischen der kleinen und großen sekundären Außenfalte (Fig. 64). Bezüglich der letzteren sei folgendes noch bemerkt. Nach außen von der kleinen sekundären Falte kommt zunächst eine Lamelle, welche im Schnitte pilzhutähnliche Gestalt hat; diese liegt der kleinen Falte ganz dicht an. Auf sie folgen dann einige niedrige wie Epithelzotten aussehende Lamellen, die schließlich in eine ziemlich hohe Außenlamelle übergehen, welche direkt der Schalen-Innenfläche anliegt. Mit Ausnahme dieser letzteren Lamelle sind alle übrigen Parteen an der Epicuticulabildung beteiligt; von der kleinen schmalen Falte ist es die Außenfläche (Fig. 64). Und zwar ist die Beteiligung so, daß die Außenschicht der Epicuticula von dem Epithel der Außenfläche der kleinen Falte und dem der Innenfläche der pilzhutförmigen Lamelle gebildet wird (Fig. 64 as), während die Innenschicht von den Epithelzellen der übrigen hier nicht in Betracht kommenden Regionen entsteht (Fig. 64 is). Die Außenschicht der Epicuticula hat also hier einen doppelten Ursprung, nämlich von den Epithelien der einander zugekehrten Flächen zweier Falten (Fig. 64). Daß dies wirklich der Fall ist, geht daraus mit Sicherheit hervor, daß die Epicuticula feine Fortsätze sowohl zwischen den Zellen der kleinen Falte wie der pilzhutförmigen Lamelle besitzt, wie man dies bei genauer Betrachtung der Figur 64 deutlich sehen kann. Die Zellen zeigen hier nicht, wie bei *Cyprina*, eine streifige Struktur, sondern sind ganz homogen.

Die Innenschicht der Epicuticula wird von den anderen erwähnten Regionen gebildet und reicht an der pilzhutförmigen Lamelle bis fast genau an die Grenze von deren Wölbung und Innenfläche (Fig. 64 is). Diese Schicht ist stets homogen, im allgemeinen blaß gefärbt und erscheint nur da etwas dunkler, wo sie mehr zusammengefaßt ist, immer aber ist sie anders tingiert, als die Außenschicht. Diese letztere haftet fest an den sie erzeugenden Zellen und kann nur unter Zerstörung derselben abgezogen

werden; die Innenschicht haftet nur locker und löst sich leicht ohne Verletzung der Zellen (Fig. 64).

Nach EHRENBAUM (l. c. p. 40) soll ein auffallend kleiner Teil des stark gegliederten Mantels an der Epicuticulabildung beteiligt sein. „An einer Stelle, wo der Mantel in der Mitte verwachsen war, zählte ich sieben große innere Lappen jederseits, die jeglicher Beziehung entbehrten. Erst in dem Grunde der Falte, zwischen dem achten und neunten kleinen Lappen, welche beide ganz auf die Außenseite des Mantels gerückt sind, erscheint die Epicuticula.“ Die Zellen, welche die Epicuticula bilden, gleichen den gewöhnlichen Epithelzellen, die der Epicuticula gegenüber liegenden Zellen aber sollen auffällig hoch und schmal sein. Keine von diesen Angaben EHRENBAUM's entspricht den Thatsachen; weder ist, wie aus meiner Figur 64 hervorgeht, ein auffallend kleiner Teil des Mantelrandes an der Epicuticula beteiligt, noch sind die der Epicuticula gegenüberliegenden Zellen der Außenfalte irgendwie von den anderen Epithelzellen ausgezeichnet. Dadurch, daß EHRENBAUM hier die Innenschicht der Epicuticula nicht gesehen hat, ganz wie bei *Cyprina islandica*, sind ihm die thatsächlichen Verhältnisse verhüllt geblieben, und dadurch, daß er ganz ungenügende Konservierungs- und Färbungsmethoden anwandte, hat er niemals gute mikroskopische Bilder erhalten.

Ähnliche Verhältnisse, wie *Cardium*, bietet *Dreissensia polymorpha* dar. Indem ich auf das verweise, was ich über den Ort der Epicuticulabildung bereits im vorigen Abschnitte dieses Teiles angegeben habe, will ich hier das hinzufügen, was für die Kenntnis des Prozesses selber von Interesse sein dürfte. Die Epithelzellen sind in der ganzen Epicuticularegion intensiv pigmentiert (Fig. 65), infolgedessen können an ihnen etwaige Struktureigentümlichkeiten nicht wahrgenommen werden. Die Außenschicht ist sehr zart, stark gefaltet (Fig. 65 *as*) und nimmt die bekannte intensive Färbung erst jenseits der Falte an, während sie auf dem Epithel nur schwach tingiert ist. Ihr liegen stets zahlreiche Diatomeenschalen auf (Fig. 65 *di*). Die Innenschicht zeigt übereinstimmende Einzelheiten mit *Cardium edule* (Fig. 65 *is*).

Die Epicuticula der *Veneriden* ist sehr dünn; ihre Bildung und Struktur gleicht der der *Cardiiden* und *Glossiden* vollständig. Ebenso verhalten sich die *Tellinacea*.

Bei den *Myaceen* sind die *Soleniden* wegen der ungemainen Dicke der Epicuticula von besonderem Interesse. Bei

Solen vagina, dem sich *S. siliqua*, *ensis* und *legumen* anschließen, entsteht die Epicuticula im Rande, wie bereits hervorgehoben, von dem basalen Teile der Außenfläche einer blattförmigen Falte bis zum Schalenrande. Die Außenschicht, welche hier ein braunes, glänzendes, horniges Aussehen hat, zeigt eine Art von Struktur, indem zwei intensiv gefärbte Streifen einen weniger intensiv tingierten einschließen. Die breite Innenschicht der Epicuticula läßt stellenweise einen fibrillären Bau erkennen. Die sehr zarten Fibrillen liegen dicht und parallel zu einander und sind zunächst senkrecht auf die breite Fläche des Epithels orientiert, um dann in fast rechtem Winkel nach außen umzubiegen.

Schließlich sei noch die Epicuticulabildung von *Mya arenaria* erwähnt. Diese Muschel ist bekanntlich dadurch ausgezeichnet, daß ihre verwachsenen Siphonen auf der ganzen Außenfläche von einer weiten faltigen Epicuticula überzogen sind. Die bisher gebrauchte Bezeichnung für die Schichten der Epicuticula trifft hier besonders zu, da die Außenschicht an den Siphonen von vornherein außen liegt und auf Querschnitten durch dieselben wie ein doppelt konturierter, nur anders gefärbter Saum der Innenschicht sich darstellt. Der freie Rand der Epithelzellen ist sehr zart; von ihm entspringt die Innenschicht. Die Epithelzellen, welche eine Stäbchenstruktur nicht erkennen lassen, ebenso wenig wie die von Solen, gehen direkt in diese Schicht über. Dieselbe besteht dicht an den Epithelzellen aus eng gepackten Fibrillen, welche wie ein Büschel Haare aussehen. Allmählich fahren die Fibrillen auseinander, werden breiter und bilden dadurch Lamellen. Zuweilen hat es den Anschein, als ob die Fibrillen sich netzartig durchflechten. Gegen die Außenschicht zu wird die Innenschicht allmählich homogen, es verschwinden die Fibrillen und gleichzeitig wird die Färbung blasser. Die Außenschicht ist ganz homogen und setzt sich scharf durch ihre differente Färbung von der inneren ab. EHRENBAUM (12) und ROULE (37) haben wohl die doppelte Schichtung der Epicuticula bei dieser Art gesehen, die fibrilläre Struktur der Innenschicht aber nicht erkannt.

Wenn wir die vorstehend in extenso dargestellten Thatsachen der Epicuticulabildung überblicken, so zeigt sich, daß von den Arcaceen und Ostreaceen an ein stetiger Fortschritt insofern zu konstatieren ist, als bei jenen Ordnungen nur eine dünne, strukturlose und durchsichtige Haut vorhanden ist, während bei den

übrigen Ordnungen dieselbe an Dicke und Undurchsichtigkeit wie auch an relativer Kompliziertheit der Struktur zunimmt. Bei *Arca* und *Pecten* ist es ein nur sehr kleiner Teil des Mantelrandepithels, welcher die *Epicuticula* bildet, bei den *Mytilaceen* sind schon etwas umfangreichere Partien beteiligt, zugleich aber ist auch die *Epicuticula* dick und undurchsichtig, bei den *Siphoniata* endlich bilden die Epithelzellen des Mantelrandes in großer Ausdehnung diese Haut und letztere zeigt eine deutliche Zusammensetzung aus zwei nach Bau und Entstehungsort verschiedenen Schichten. Bei einzelnen Arten der Ordnung der *Myacea* ist dann die höchste Ausbildung erreicht, indem nun nicht mehr bloß die Falten des Mantelrandes, sondern auch das Epithel der ganzen Siphon-Außenfläche an dem Hervorbringen der *Epicuticula* beteiligt sind.

Von jeher hatte man den Prozeß der *Epicuticulabildung*, wie aus dem alten Namen hervorgeht, als einen cuticularen betrachtet, d. h. das Produkt, die *Epicuticula*, als das Resultat eines Sekretionsvorganges angesehen. Diese Auffassung hat in jüngster Zeit namentlich EHRENBAUM mit Entschiedenheit vertreten und dabei sich gegen TULLBERG erklärt, der, wie er glaubt annehmen zu dürfen, eine abweichende Anschauung zu vertreten scheint. TULLBERG erwähnt nämlich bei Besprechung der Bildung des Hummerpanzers eine Hypothese, welche HUXLEY in seiner Monographie „der Flußkrebse“ (internationale wissenschaftliche Bibliothek, 48. Bd.) aufgestellt hat; zu einem klaren, unzweideutigen Ausdrucke gelangt die Ansicht TULLBERG's indessen nirgends. EHRENBAUM ging offenbar von der Annahme aus, daß die HUXLEY'sche Hypothese den Prozeß der *Epicuticulabildung* in schroffen Gegensatz stelle zu der gewöhnlichen *Cuticulabildung*; dies ist falsch. Die Anschauung, die EHRENBAUM aber selber vorbringt und die sich vollkommen deckt mit der bisher gäng und gäben, ist in ihrer Einseitigkeit unhaltbar. HUXLEY sagt (l. c. p. 165): „Das ganze Exoskelet des Krebses wird in der That von den darunter liegenden Zellen erzeugt, entweder indem diese eine Chitinsubstanz ausschwitzen, die dann erhärtet, oder — was wahrscheinlicher ist — durch chemische Metamorphose der oberflächlichen Zone der Zellkörper zu Chitin. Wie es sich jedoch damit verhalten mag, jedenfalls bilden die Cuticulaergebilde anliegender Zellen zuerst ein einfaches, zusammenhängendes, dünnes Häutchen. Durch Fortsetzung des Prozesses, durch den dieses entstanden ist, nimmt die Dicke der Cuticula zu.“ Dann heißt es

auf der folgenden Seite, nachdem HUXLEY den Unterschied der Cuticulategebilde von den epidermoidalen scharf betont hat: „Die Cuticula mit allen ihren Anhängen dagegen ist, obwohl sie in ihrer Existenz nicht minder von Zellen abhängig ist (scilicet als die epidermoidalen Bildungen), ein abgeleitetes Produkt, dessen Bildung nicht die vollständige Umwandlung und mithin Zerstörung der Zellen bedingt, denen sie ihren Ursprung verdankt“. Mutatis mutandis (d. h. wenn man statt „Exoskelet des Flußkrebsses: Epicuticula setzt, etc.) passen diese Worte vollkommen auf den Prozeß der Epicuticulabildung bei Muscheln. Daß wir es hier in der That nicht mit einem Sekretionsvorgange, wie er gewöhnlich aufgefaßt wird, zu thun haben, daß vielmehr die Epicuticula „durch chemische Metamorphose der oberflächlichen Zone der Zellkörper“ entsteht, dafür sind meines Erachtens die Bilder voll beweisend, welche man bei den meisten der oben besprochenen Muschelarten, ganz besonders aber bei *Arca* und *Mytilus* erhält. Der streifige Bau, die Stäbchenstruktur des Zellplasma und der namentlich bei *Arca* ungemein deutliche direkte Übergang der Stäbchen in die Epicuticula sind nur verständlich, wenn man mit HUXLEY hierin eine chemische Umwandlung des Zellplasma sieht. Es unterscheidet sich diese Art der Bildung von der Sekretion dadurch, daß, während bei letzterer das Produkt gar keinen oder nur einen lockeren Zusammenhang mit dem sezernierenden Zelllager behält, bei der von HUXLEY gemeinten chemischen Umwandlung Produkt und produzierende Matrix in steter, inniger Verbindung bleiben. Und dies ist hier der Fall. Die Differenz zwischen beiden Arten der Absonderung einer cuticularen Membran ist also eine große, aber dennoch nur eine graduelle, keineswegs eine Differenz der Art. Dagegen ist zwischen dem Entstehen epidermoidaler und cuticularer Bildungen ein ganz fundamentaler Unterschied vorhanden, wie das HUXLEY mit Recht auf's schärfste betont. Im ersteren Falle werden die Zellen vernichtet, da ihre Leiber selbst das Produkt darstellen, in letzterem Falle werden sie erhalten. Hat also TULLBERG der Auffassung HUXLEY's Geltung auch für die Epicuticula der Muscheln vindiziert, was, wie gesagt, aus seinen Auslassungen nicht klar hervorgeht, so war er im Rechte, EHRENBAUM aber hatte Unrecht, gegen die Auffassung von HUXLEY zu polemisieren, die er offenbar nicht verstanden, die aber ihre sichere Begründung durch die bei der Epicuticulabildung der Acoephalen zu beobachtenden Erscheinungen erhält.



~~.....~~ ..~~.....~~tungen.

Tatsachen, welche das Studium  
 der Acephalen uns liefert.  
 Einzelnen ist im Laufe der Dar-  
 stellung, wo es die Natur der Dinge zu  
 ersichtlichen Gründen nicht  
 möglich ist, die Augen der Pectiniden  
 am Ende der Untersuchungs-  
 reihe während des Sekretionsprozesses  
 zu beobachten, bei denen sie zu beob-  
 achten sind.

Ja! die Untersuchungen des Mannföhren, welche für die Phylo-Verhältnisse der Stammesver-Organismus sind, ist selbstverständlich. Organsystem und die Durch- seiner intimeren die Möglichkeit aus, zu Resul- zu gelangen. auf der anderen Seite eine

...auf der anderen Seite eine  
...für die Diskussion gewisser, die  
...betreffender Fragen nicht  
...und dies um so mehr, wenn,  
...untersuchte Körperteil der Sitz  
...den Verkehr der Tiere mit der

... erörtern, welche  
... rhetorische Apparate

meiner in dieser Arbeit nieder-  
gelegten eine allgemeine Bedeutung bei-

messe, betrachte ich nämlich die Erscheinung, daß die Ausbildung spezifischer Sinnesorgane in einem deutlichen Gegensatze steht zur Ausbildung sekretorisch thätiger Apparate. Je reichlicher eine Muschel mit Sinneswerkzeugen verschiedener Funktion ausgerüstet ist, um so weniger Drüsen besitzt sie in ihrer Haut, i. e. dem Mantelrande, ja dieselben können zuweilen ganz fehlen; je weniger Sinneswerkzeuge dagegen vorhanden sind, um so massenhafter treten Drüsen bez. flüssige Sekrete auf.

Es läßt sich diese Thatsache mit Leichtigkeit aus den einzelnen Beobachtungen ablesen, die ich kurz rekapitulieren will.

Unter den *Ostreaceen* besitzen die *Pectiniden* Augen, Geruchsorgane, Seitenorgane; die Tastzellen sind, im Gegensatze zu dem üblichen Schema, dreiteilige Sinnesorgane: gleichzeitig aber fehlen Drüsen vollkommen. *Lima* hat außer den auf eine ganz bestimmte Region des Mantelrandes beschränkten Pinselzellen (die wenigen Pinselzellen in den Drüsenfäden können bei dieser Erörterung außer Betracht gelassen werden; cfr. I. Teil) keinerlei Sinnesorgane: dafür sind in den Fäden des Mantelrandes die sekretorischen Apparate ungemein stark entwickelt. *Ostrea* hat ebenfalls nur gewöhnliche Pinselzellen, ist aber reichlich mit Drüsen ausgestattet.

Unter den *Arcaceen* haben *Arca Noae*, *barbata* und *tetragona* Augen; hier aber sind im Gegensatze zu den *Pectiniden* Giftdrüsen vorhanden. Es ist diese Erscheinung erklärlich, einmal weil die Augen von *Arca* zufolge ihres Überdecktseins durch die Epicuticula weniger gut funktionieren, als die von *Pecten* (cfr. II. Teil), dann weil die anderen Sinneswerkzeuge, deren sich *Pecten* erfreut, fehlen und endlich weil *Arca* des Vermögens der freien Bewegung von Ort zu Ort entbehrt, wodurch *Pecten* in so hervorragender Weise sich vor allen übrigen Muscheln auszeichnet. Doch zeigt sich der Einfluß der speziellen Sinnesorgane insofern, als die Giftdrüsen in nur geringer Menge vorhanden sind. (Auf die paradoxe Stellung von *Pectunculus* habe ich schon im zweiten Teile hingewiesen.) Ist somit das Vorhandensein der drüsigen Apparate erklärlich, so bleibt doch die Existenz der Augen selber unerklärt. Daß hier bei einer Muschel Facettenaugen, und noch dazu in einer von physiologischen Gesichtspunkten aus so sehr ungünstigen Lagerung, sich finden, ist ein vollkommenes Rätsel, das zu lösen noch nicht unternommen worden ist. Mit der Bemerkung nämlich, daß die Augen eine Neuerwerbung sind, ist im Grunde genommen

gar nichts erklärt, da die Ursachen, warum eine solche Bildung hier Platz greifen konnte und mußte, dadurch in keiner Weise aufgezeigt sind. *Arca diluvii* hat, wie ich nachgewiesen habe, keine Augen, besitzt dafür aber sekretorische Apparate, welche ein giftiges Sekret in großer Menge produzieren <sup>1)</sup>).

Den *Mytilaceen* kommt nur die gewöhnliche Pinselzellen zu und hier finden sich Giftmassen.

Die *Najaden* besitzen keine Gift- wohl aber Mucinmassen; ihnen fehlen spezielle Sinnesorgane.

Bei den *Siphoniaten* erreicht die Ausbildung der Giftmassen in dem bekannten Randwulste und auf der Innenhäute der Siphonen einen ungemein hohen Grad, sie finden sich auch in verschiedener Mächtigkeit in den die Siphonöffnungen umkränzenden Papillen vor. Bei einigen Arten (*Donax*, *Solecurtus*) sind an diesen Stellen Mucinmassen vorhanden. Hier tritt außer dem Mangel an Sinnesorganen noch die Abwesenheit von Wimperzellen auf der Außenseite der Siphonen hinzu, die durch das nie fehlende Vorhandensein von Mucindrüsen auf dieser Seite kompensiert wird. Die Funktion der Wimpern besteht offenbar darin, durch den stetig unterhaltenen Wasserstrom die Verunreinigung und Verletzung des Körpers durch anorganische Partikel zu verhüten. Fällt diese Einrichtung fort, dann wäre das auf oder im Sande lebende Tier schweren Läsionen ausgesetzt. Die Mucindrüsen, welche sich hier vorfinden, übernehmen daher insofern die Rolle der Wimpern, als sie solche Läsionen fern halten; es geschieht dies, indem eine wenn auch nur dünne Schleimschicht um den

---

1) Ich habe stets, geleitet durch die tinktorialen Reaktionen und mich anlehnend an meine Erfahrungen aus der Histologie der Vertebraten, gewisse Drüsen oder Sekretmassen als Giftdrüsen bez. -massen bezeichnet. Diese Deutung steht und fällt mit der von mir geübten Technik des Schneidens und Färbens. Ich habe ausschließlich Schnitte mit den an den einzelnen Orten und in den Tafelerklärungen angeführten Stoffen gefärbt und habe einen Teil der von mir gesehenen Bilder in Farben wiedergegeben. Ein Blick auf die betreffenden Figuren lehrt, daß man solche Resultate nie mit den üblichen Methoden der Durchfärbung erhält, auch dann nicht, wie ich versichern kann, wenn man den durchgefärbten Schnitt nachfärbt. Es ist möglich, daß meine Resultate und meine Deutungen Zweifeln begegnen werden; ich werde aber nur die Zweifler als legitimiert und die Kritiker als berechtigt anerkennen, welche meine Methoden in genau derselben Weise nachgemacht haben. Die Durchfärbung ist gut für anatomische und embryologische Zwecke, sie ist wertlos und irreleitend bei Fragen, wie die von mir behandelten.

betreffenden besonders exponierten Körperteil sezerniert wird, welche das Eindringen gefährlicher Gegenstände unmöglich macht.

*Cardium edule* und einige *Veneriden* haben zwar Seitenorgane, doch ist die Existenz derselben auf die Ausbildung der Giftmassen von nicht allzu großem Einflusse, weil sie auf nur wenige Papillen beschränkt sind.

Ein fast klassisches Beispiel für die Richtigkeit des hier vertretenen Gedankens von der Gegensätzlichkeit von Sinnesorganen und Drüsen liefert *Psammobia vespertina*. Diese Muschel hat an der Außenseite der Siphonen sechs bis acht Rippen, die als ebenso viele Seitenlinien zu betrachten sind, hat in den Siphonpapillen statt der gewöhnlichen FLEMMING'schen Pinselzelle das dreiteilige Sinnesorgan, wie es den Pectiniden zukommt: entbehrt dafür aber der Giftmassen völlig und besitzt auf der Siphon-Innenfläche fast gar keine Mucindrüsen. Die anderen *Tellinaceen* dagegen, welche keine Seitenlinien und keine dreiteiligen Sinnesorgane haben, enthalten Drüsen in nicht unbeträchtlicher Menge.

*Mya arenaria* scheint eine paradoxe Stellung einzunehmen; sie hat weder spezielle Sinnesorgane, noch, wenn wir den Fußschlitz ausnehmen, irgend welche sekretorischen Apparate. Die Erklärung hierfür ist darin zu suchen, daß die Siphonen mit einer dicken Epicuticula in der ganzen Ausdehnung bedeckt und dadurch geschützt sind.

*Pholas dactylus* endlich besitzt ebenfalls keine speziellen Sinnesapparate, dafür sind drüsige Organe von besonderer Entwicklung vorhanden, welche die Eigentümlichkeit haben, ein leuchtendes Sekret zu produzieren.

So wie die Situation bei den Muscheln, ist sie auch anderwärts und wir erkennen, daß überall da, wo wir eine starke Entwicklung der sekretorischen Funktion der Haut antreffen, auch entweder keine Sinnesorgane zu finden sind oder doch nur solche, deren Leistungsvermögen ein sehr geringes ist. Ein vorzügliches Beispiel hierfür liefern die *pulmonaten Gastropoden*. Die Augen der *Stylommatophoren* besitzen unstreitig ein ganz minimales Sehvermögen, denn sie erkennen, wie wohl Jeder schon beobachtet hat, nicht das geringste. Niemals werden diese Schnecken durch optische Eindrücke in nennens- und bemerkenswerter Weise beeinflusst, sie sehen erst dann — wenn man hier überhaupt von „Sehen“ reden darf —, wenn sie mit ihren Augenfühlern den Gegenstand berührt haben. Und auch dann noch erkennen sie nichts, denn trotz des Insultes, der ein heftiges Zurückschnellen

der Fühler zur Folge hatte, berühren sie unmittelbar darauf dieselbe Stelle, an der sie sich eben gestoßen hatten, von neuem. Die stylommatophoren Pulmonaten besitzen aber nach LEYDIG und FLEMMING ungemein stark ausgebildete Hautdrüsen, deren Sekret, sowie es den Körper vor dem Vertrocknen schützt, auch dazu dient, alle Verletzungen zu verhüten und Angriffe unschädlich zu machen, denen die Tiere bei der Trägheit ihrer Bewegungen und bei der hochgradigen Unvollkommenheit ihrer Sinne nicht entgehen können.

Und in gleicher Weise, meine ich, können wir von den Amphibien sagen, daß ihre höheren Sinnesorgane eine nicht sehr entwickelte Leistungsfähigkeit besitzen und auch hier finden wir, ganz besonders bei den Urodelen, in der Haut Giftdrüsen ausgebildet, deren Funktion nur die einer Verteidigungswaffe sein kann.

So ist also der Satz erwiesen, daß die Ausbildung der Sinnesorgane und die Entwicklung drüsiger Organe in der Haut in umgekehrtem Verhältnisse zu einander stehen: je bessere Sinnesorgane, um so weniger Drüsen in der Haut; je mehr Drüsen, um so schlechtere Sinnesorgane.

Sehen wir nunmehr zu, welche Momente es gewesen sind, die bei den Acephalen bewirkt haben, daß sekretorische Apparate an die Stelle von Sinneswerkzeugen getreten sind.

Die Acephalen haben, als sie sich von dem gemeinsamen Vorfahren der Mollusken abzweigten, die sedentäre Lebensweise angenommen (cfr. auch LANG: Über den Einfluß der festsitzenden Lebensweise etc.). Damit trat ein Rückbildungsprozeß ein, der, wie ich dies schon im II. Teile hervorgehoben habe, seinen prägnantesten morphologischen Ausdruck im Verluste des Kopfes fand. Gleichzeitig kamen keine Kauwerkzeuge mehr zur Ausbildung, das Nervensystem erhielt eine ungemein einfache Gliederung, der als Lokomotionsorgan dienende, bei dem Urmollusk gut entwickelte Fuß erlitt eine bedeutende Reduktion. Die für unsere Betrachtung wichtigste Veränderung aber war die Einlagerung des Körpers in die Schalen. Während bei dem unter den Gastropoden zu suchenden Urmollusk die ganze Körperoberfläche mit dem umgebenden Medium, der Außenwelt, in Rapport stand, wurde hier bei den Muscheln durch jene Einrichtung die zu einem solchen Rapporte geeignete Partie auf einen schmalen, dem in-

neren Rande der Schale dicht anliegenden Streifen beschränkt, den Mantelrand.

Die sedentäre Lebensweise der phylogenetisch ältesten Muscheln besteht darin, daß die Tiere sich durch ein Sekret, Byssus, auf irgend eine Unterlage festkleben und in dieser Stellung fast ihr ganzes Dasein verharren. Die phylogenetisch jüngeren Acephalen vergraben sich mit dem Vorderteile des Körpers in Sand oder Schlamm, so daß nur die hinterste Partie herausragt. Die Annahme dieser Gewohnheit hatte zur Folge die Ausbildung der Siphonen, durch deren einen das Atemwasser eintritt, während die Exkretstoffe durch den anderen entleert werden. Die Reduktion der mit der Außenwelt in Beziehung bleibenden Körperpartien ist hier also noch weiter gegangen als bei den phylogenetisch älteren Asiphonia; die Siphonen und besonders deren Mündungen sind es allein, welche den genannten Rapport herstellen, während der Mantelrand, der im Sande steckt, dazu gar nicht oder nur noch wenig geeignet ist.

Mit dieser Einschränkung der sich zum Sitze der Empfindung eignenden Körperoberfläche hielt als fernere Folge der sedentären Lebensweise gleichen Schritt die Rückbildung der Sinnesorgane.

Tiere, welchen eine freie Ortsbeweglichkeit mangelt, können ihre Nahrung nicht aufsuchen, ihren Feinden nicht entfliehen; Organe, welche hierfür bei frei beweglichen Tieren Vorteil bringen, sind daher bei sedentären vom Überfluß und verschwinden infolgedessen allmählich vollständig. Aber nicht bloß die Organe, welche das Suchen und die Flucht ermöglichen, sondern auch die, durch welche das Gesuchte wie das zu Fliehende erkannt werden, erliegen naturgemäß einer bis zum völligen Schwund gehenden Rückbildung.

So wären denn die Muscheln, die von allen denjenigen Einrichtungen entblößt sind, deren sich frei lebende Tiere im Kampfe um das Dasein mit Erfolg bedienen, und weil ihre Beziehung zum umgebenden Medium einzig und allein durch die taktile Empfindung hergestellt wird, völlig wehrlos jeglichen Angriffen preisgegeben. Hätten sich bei ihnen nicht Apparate ausgebildet, welche zur Verteidigung zu gebrauchen waren, so hätten sie nicht existieren können. Als solche Verteidigungs-, als Schutzeinrichtungen sind die Giftmassen (bei einigen Gruppen, wie den Najaden, Tellinaceen, Solecurtus und Pholas die Mucinmassen) geeignet sowohl durch die Art ihrer chemischen Wirkung, durch



die Massenhaftigkeit, mit der sie produziert werden, wie auch durch die Stellen, an denen sie sich finden. Aus meiner früheren Einzelbeschreibung geht mit Evidenz hervor, daß diese sekretorischen Apparate gerade da vorhanden sind, wo der feindliche Angriff am ehesten und leichtesten erfolgen kann. Ich brauche dies unter Hinweis auf meine thatsächlichen Mitteilungen nicht weiter auszuführen.

Sehr lehrreich für die Erkennung der Folgen, welche die sedentäre Lebensweise nach sich zieht, sind die Ostreaceen. *Pecten* hat ein sehr entwickeltes Lokomotionsvermögen wieder erlangt. Gleichzeitig sind damit die sekretorischen Apparate völlig verschwunden, dafür aber haben sich Sinneswerkzeuge in großer Menge und Mannigfaltigkeit ausgebildet. *Ostrea* ist nicht nur zur sedentären Lebensweise zurückgekehrt, sie ist sogar auf ihrer Unterlage festgewachsen und darum finden wir hier einen vollständigen Mangel an Sinnesorganen und einen relativen Reichtum an drüsigen Apparaten.

Eigenartig ist die Erscheinung von *Lima*. Diese Muschel hat das Vermögen freier Ortsbeweglichkeit, besitzt indessen keine speziellen Sinneswerkzeuge, wohl aber massenhaft Drüsen. Es wird durch diese Thatsache einerseits die Gegensätzlichkeit in der Ausbildung von Sinnes- und Drüsenapparaten klar dargethan, andererseits aber zeigt sich, daß freie Beweglichkeit und Existenz von Sinnesorganen nicht notwendig gleichen Schritt halten müssen.

Interessant ist auch das Verhältniß zwischen den beiden zur selben Ordnung gehörigen Arten *Cardita* und *Astarte*. Erstere Muschel, welche am Strande lebt, besitzt einen mächtig entwickelten, ein giftiges Sekret produzierenden Randwulst. *Astarte*, welche, wie mir in Neapel mitgeteilt wurde, nur mit der Dredge erlangt werden kann, lebt in großen Tiefen und hier sind nur wenige Drüsen vorhanden, wie ich dies früher angegeben. Die Erklärung für diese Erscheinung dürfte wohl darin gefunden werden, daß jene Species, weil sie in bewegteren, lebensvolleren Schichten des Meeres sich aufhält, leichter feindlichen Angriffen ausgesetzt ist und darum mit Verteidigungswaffen reichlicher ausgestattet sein muß, als diese, welche auf dem Grunde des Meeres existierend von Fährlichkeiten viel weniger betroffen wird.

Eine histiologisch wichtige Veränderung hält bei den Muscheln gleichen Schritt mit dem Schwinden der Sinnesorgane und der Ausbildung der sekretorischen Apparate; sie betrifft die Binde-

**s u b s t a n z.** Bei den Ostreaceen und unter den Arcaceen bei den mit Augen versehenen (*Pectunculus* ausgenommen) hat dieselbe zwar den Charakter des spongiösen Gewebes, wie es MAX SCHULTZE genannt hat, das Netzwerk aber ist ungemein dicht, die Maschen sind eng und die denselben eingelagerten Zellen (die FLEMMING'schen Binde substanzzellen) sehr klein. Mit der stärkeren sekretorischen Thätigkeit, unter dem Bedürfnisse nach großen Massen flüssiger, zur Verteidigung geeigneter Produkte ändert sich auch ihr Bau. Die Fibrillen erscheinen lockerer geflochten, das Netz wird weiter, die FLEMMING'schen Zellen größer und diese erlangen nunmehr eine Funktion, die ihnen als Binde substanzzellen ursprünglich fremd ist. Sie sind es nämlich, wie ich wiederholt dargethan habe, welche das massenhafte bei den einen Arten giftige, bei den anderen mucinöse amorphe Sekret liefern.

Im ersten Teile dieser Arbeit habe ich die Auffassung bekämpft, welche FLEMMING in seiner Abhandlung „Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken“ (15) aufgestellt hat, wonach die „Zelle des Bindegewebes . . . . durch Metamorphose ihres Leibes die Massen von Schleim produziert“ (l. c. p. 464). Ich war zu meinem Widerspruche berechtigt, weil FLEMMING diesem Satze eine allgemeine Gültigkeit vindizierte, die ihm thatsächlich nicht zukommt. Ich möchte hier aber dem etwaigen Mißverständnisse ausdrücklich entgegen treten, als ob ich durch meinen Widerstreit die Richtigkeit der FLEMMING'schen Anschauung überhaupt geleugnet hätte. Das ist durchaus nicht der Fall. War die Ansicht für jenen speziellen Fall nicht ein Ausdruck der Thatsachen (es handelte sich bekanntlich um die Ostreaceen), so ist sie es doch, wenn man die ganze Klasse der Muscheln daraufhin ansieht. Mit der allerdings sehr wichtigen Einschränkung, die FLEMMING nicht gemacht hatte und infolge des Umstandes, daß er nur wenige Species bearbeitet, auch nicht machen konnte, daß die von den Binde substanzzellen erworbene Fähigkeit, sekretorisch thätig zu sein, nicht ein Zeichen der Norm, sondern der Ausdruck eines Rückbildungsprozesses, eines degenerativen Vorganges ist, welcher sein ursächliches Moment in der festsitzenden Lebensweise der Muscheln hat.

Wir können also ganz allgemein sagen:

Die sedentäre Lebensweise hat zur Folge eine bis zum völligen Schwunde gehende Rückbildung spezieller, d. h. höherer

Sinnesorgane und somit eine Reduktion des Sinneslebens auf die einfache taktile Erregbarkeit, welche nunmehr allein den Rapport der Organismen mit der Außenwelt vermittelt. Sie würde die Tiere wehrlos und damit existenzunfähig machen, wenn nicht gleichzeitig drüsige Organe in größerer Menge und mit besonderer Funktion entstünden, welche zwar nicht feindliche Angriffe verhüten können, wohl aber imstande sind, durch Vernichtung des Feindes einer durch denselben möglichen tieferen Schädigung vorzubeugen.

Die Rückbildungsprozesse, die hier betrachtet worden sind, und die Erkennung der Thatsache, daß unter ihrem Einflusse ein Ersatz sensorischer durch sekretorische Funktionen eintritt, sind, wie ich glaube, nicht ohne einiges naturphilosophisches Interesse.

Die Veränderungen zu diskutieren, welche die Morphe einer Tiergruppe durch Annahme der sedentären Lebensweise erleidet, ist hier nicht der Ort. Die Veränderungen und Umbildungen, welchen die Sinneswerkzeuge, die Substrate der Psyche, unterworfen sind, führen, so glaube ich schließen zu dürfen, auf dem Wege rückwärts, auf dem von den Protozoen an vorwärts die Ausbildung der Sinnesapparate gegangen ist.

Bei denjenigen Lebewesen, welche auf der untersten Stufe tierischer Organisation stehen, bei denen von einer Differenzierung verschiedener Sinnesmodalitäten füglich noch nicht gesprochen werden kann, wo also nur eine allgemeine mechanische Irritabilität des Protoplasmaklumpchens vorhanden ist, zeigt sich, wie aus dem trefflichen Werke von VERWORN „Psychophysiologische Protistenstudien“ hervorgeht (cfr. besonders p. 75—90 l. c.), die interessante Erscheinung, daß ein mechanischer Reiz einen Sekretionsvorgang auslöst. Wenn ein Pseudopod einer *Diffugia* mechanisch irritiert wird, sei es experimentell, sei es aus einer natürlichen Ursache, so wird dasselbe uneben, es quellen Tropfen einer klebrigen Substanz aus ihm heraus, durch welche das Irritament festgehalten wird. Es sezerniert also aus seinem Protoplasma das Protist eine zur Verteidigung geeignete Substanz.

Da, wo eine Differenzierung schon Platz gegriffen hat, wo Organoide (Geißeln, Wimpern, Cuticula) ausgebildet sind, die neben der lokomotorischen bez. schützenden Funktion in gewisser Hinsicht eine Art Sinnesfunktion besitzen, tritt dieser Vorgang nicht ein; eine Sekretion findet nicht statt.

So zeigt sich also schon auf tiefster Stufe des Lebens die Gegensätzlichkeit von Sinneswerkzeugen und Sekretion.

Je komplizierter der tierische Organismus wird, je mannigfaltiger sich seine Beziehungen zur Außenwelt gestalten, je reicher also sein Sinnesleben sich entwickelt, um so mehr tritt die primitive Funktion der Absonderung flüssiger, zur Verteidigung geeigneter Produkte in den Hintergrund. Das ist, glaube ich, eine nicht zu bestreitende Thatsache.

Daß nun dann, wenn durch Anpassung an eine besondere Lebensweise die Sinnesorgane und somit die Sinneswahrnehmungen bis auf die taktile Empfindung, d. h. bis auf eine allgemeine Irritabilität verschwinden, wiederum, gewissermaßen vicariierend, die sekretorischen Funktionen, die Absonderung zur Verteidigung geeigneter flüssiger Sekrete in den Vordergrund tritt: das ist eine Erscheinung von größtem Interesse.

Wir lernen zum mindesten das aus derselben, daß, mag der Formgestaltungstrieb auch eine unendliche Fülle der verschiedenartigsten Gebilde gezeitigt haben, der Weg, den die Ausbildung der Sinne, d. h. die Entwicklung der Psyche gegangen ist, ein einfacher, gradliniger ist.

Eine zweite, nicht minder interessante Frage, zu deren Beantwortung das Studium des Mantelrandes der Acephalen die Möglichkeit gewährt, ist die des Verhältnisses zwischen

#### **Lichtempfindung und Lichtempfindlichkeit.**

Seit den Zeiten von POLI hat das Bestreben geherrscht, bei den Acephalen Sehorgane nachzuweisen. WILL (49) hat an Repräsentanten fast aller Familien Augen beobachtet, an denen er ziemlich alle Teile des Vertebratenauges gefunden zu haben behauptete. Die Bedeutung, die man den WILL'schen Angaben beimaß, erhellt unter anderem daraus, daß sie in das Lehrbuch von SIEBOLD übergegangen sind. Bald aber, durch Anwendung besserer Untersuchungsmethoden und bei kritischerem Verhalten der Forscher, schrumpften die Resultate der WILL'schen Arbeit fast zu nichts zusammen, denn nahezu bei allen Muscheln, die er untersucht hatte — Pecten und Arca ausgenommen — erkannte man die Abwesenheit kompliziert gebauter Sehorgane.

Damit indessen war der Neigung, für die Muscheln Substrate des Gesichtssinnes nachzuweisen, keineswegs ein Ziel gesetzt;

man schraubte nur die Ansprüche an die Struktur wie an die Funktion des Substrates zurück. Es wurde einerseits nicht mehr als notwendig betrachtet, besondere dioptrische Apparate und lichtempfindliche, mit Nervenfasern versehene Bildungen zu finden; es genügte vielmehr vollkommen, wenn man Epithelzellen zeigen konnte, die pigmenthaltig waren und deren cuticularer Saum dick und hell erschien. Andererseits glaubte man eine Gesichtsempfindung, ein Sehen schon da konstatieren zu können, wo angeblich „exakte“ Versuche eine Empfindlichkeit der Tiere auf Lichtreize darzuthun schienen. So konnten SHARP, RYDER, PATTEN und DROST eine Lichtempfindung, ein Sehen Tieren zuschreiben, denen Augen von zusammengesetztem Baue vollkommen fehlen.

Es wurden diese Angaben wiederum, wie die WILL'schen, kritiklos geglaubt, ohne allerdings in Lehrbücher überzugehen, weil sie anscheinend mit gewissen Vorstellungen in bester Übereinstimmung standen, welche über die Phylogenese des Gesichtsinnes im Schwange sind. Es reihten sich die Beobachtungen der genannten Forscher ganz vortrefflich dem Gedankengange an, daß Augen, im eigentlichen Sinne des Wortes, sich im Laufe der Stammesentwicklung der Tiere aus indifferenten Pigmentzellen herausgebildet haben müssen.

Eine Stütze schien die Annahme eines auch bei augenlosen Muscheln vorhandenen Sehvermögens durch die Beobachtung von RAPHAEL DUBOIS zu gewinnen, daß *Pholas dactylus*, die eigentlicher Augen entbehrt, einen hohen Grad von Lichtempfindlichkeit zeigt. DUBOIS nannte die hier beobachtete Erscheinung, wenn ich nicht irre als der Erste, „photodermatische Funktion“ und sprach von dem dieselbe bewirkenden Mechanismus als einem Mechanismus des Sehens, „de la vision“. Von einer anderen Seite ist diese Funktion mit dem Namen der „dermatoptischen“ belegt worden und damit schärfer, als bisher, der Auffassung Ausdruck gegeben, daß es sich bei all den augenlosen Muscheln, welche angeblich oder wirklich auf Licht reagieren, um einen Akt des Sehens handelt.

Der fundamentale logische Irrtum, der den Ansichten von SHARP, RYDER, PATTEN, DROST und DUBOIS zu Grunde liegt, beruht in einer Verwechslung von Lichtempfindlichkeit und Lichtempfindung. Diese Begriffsverwirrung tritt besonders in einem kürzlich erschienenen kritischen Essai von WILLEM <sup>1)</sup> zu-

1) VICTOR WILLEM: Sur les perceptions dermatoptiques; résumé historique et critique: in Bulletin scientifique de la France et de la

tage, der meint: „que les excitations lumineuses, excitations normales des téguments, différant essentiellement des ébranlements dûs au contact, à la chaleur, donnent naissance dans le sensorium à des sensations qui, par le fait même que leur apparition est une conséquence fatale de ces excitations lumineuses, possèdent un caractère propre, qui les distingue des sensations de douleur, de chaud, de froid. Ce caractère en fait, en d'autres termes, de véritables sensations optiques“ (p. 341).

Daß von „optischen Empfindungen“, von einem „Sehen“ bei den augenlosen, lichtempfindlichen Muscheln nicht gesprochen werden darf, will ich in den folgenden Zeilen nachweisen.

Als Ausgangspunkt und Grundlage meiner Erörterungen seien einige Sätze angeführt, welche sich in dem „Handbuche der Physiologie des Menschen“ von JOHANNES MÜLLER finden. Es heißt in Band II, Buch V, Abschnitt 1, Kap. 1 (p. 280/81 der Ausgabe vom Jahre 1840): „Es ist hier der Ort, einige falsche Vorstellungen zu widerlegen, die man sich hin und wieder aus Unkenntnis der zum Sehen notwendigen physikalischen Bedingungen macht. Man stellt sich oft vor, daß es Tiere gebe, die Lichtempfindung durch die Haut haben. Es ist nicht zu bezweifeln, daß manche niedere Tiere, welche gegen den Einfluß des Lichtprinzips reagieren, keine Augen haben . . . . Was nun die Reaktion niederer Tiere ohne Augen gegen das Licht betrifft, so liegen keine That-sachen vor, welche beweisen, daß diese Tiere durch die Haut oder die ganze Oberfläche ihres Körpers vom Prinzip des Lichtstoffes, oder von den Undulationen dieses Prinzips wirklich die Lichtempfindung und nicht eine andere Empfindung haben. Wir empfinden vom Prinzip des Lichtes auch etwas durch die Haut, nämlich Wärme, aber wir haben keine Lichtempfindung davon, deren, wenn wir den That-sachen folgen wollen, nur der Sehnerv fähig ist. Von dieser Art mögen die Reaktionen niederer Tiere ohne Augen gegen das Licht sein. . . . . GRUTHUISEN . . . . . nimmt an, daß jede dunkle Stelle der Haut einigermaßen mit der Natur

---

Belgique publié par GIARD, Tome XXIII, 1891. Zu meiner Verwunderung hat der Autor, dem ich für die Übersendung eines Sonderabdruckes zu Danke verpflichtet bin, in seiner historischen Übersicht ein Werk vollständig vernachlässigt, das nicht nur für die Frage des Heliotropismus der Protozoen, sondern auch für alle anderen physiopsychologischen Vorgänge dieser niedersten Tiere von hervorragender Bedeutung ist. Ich meine das Werk von VERWORN: Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.



eines Sehorganes in Beziehung stehe, weil sie mehr Licht absorbiert. Dies ist offenbar unrichtig; denn die erste Bedingung zum Sehen ist die spezifische Sensibilität des Nerven und daß der zum Sehen dienende Nerve kein Gefühlsnerv sei.“

Analysieren wir nunmehr die als Sehen gedeuteten Erscheinungen bei den augenlosen Muscheln.

Schon im ersten Teile der Arbeit (p. 42/43 d. S.-A.) konnte ich darthun, daß die von PATTEN, RYDER und SHARP behauptete Sehfunktion bei *Ostrea* nicht vorhanden ist. Von den übrigen Muscheln, die ich untersucht habe, besitzt *Cardium edule* Einrichtungen, die eine Lichtempfindlichkeit dieser Species höchst wahrscheinlich machen. Thatsächlich nachgewiesen ist diese Eigenschaft aber nur bei *Pholas dactylus*. Im ersten Abschnitte dieses Teiles der Arbeit ist ausführlich dargestellt worden, wie sich *Pholas* auf Lichtreize verhält. Berechtigt aber dies Verhalten uns dazu, hier von einem Sehen zu sprechen, wie DUBOIS und WILLEM meinen? Erkennen wir die Richtigkeit der obigen Sätze von JOHANNES MÜLLER an, dann sicherlich nicht.

Bei *Pholas* ist allerdings vollständig ausgeschlossen, daß durch die Belichtung eine Wärmeempfindung hervorgerufen werden könne. Denn die Reaktion des Tieres erfolgt so schnell, selbst wenn eine beträchtliche Wasser- und Luftsäule zwischen ihm und der Lichtquelle sich befindet, daß eine Temperaturveränderung sicher noch nicht erfolgt sein kann, wenn die Lichtwirkung sich zeigt. Es ist also ein thermischer Effekt nicht anzunehmen. Darum aber, weil das Licht als solches das Tier beeinflußt, wird es durchaus noch nicht als Licht, als „Undulationen des Prinzips“ wahrgenommen, die Lichtwirkung nötigt keineswegs zur Annahme einer Lichtempfindung, zur Annahme, daß ein „Sehen“ statthat.

„Sehen“ ist, physiologisch gesprochen, eine durch Licht bedingte Zustandsänderung in besonders differenzierten epithelialen Elementen, die durch Nervenfasern, welche mit jenen in direkter Verbindung stehen, zu einem Centrum weiter geleitet und dort perzipiert wird. Sind solche differenzierten Epithelien nicht vorhanden, oder fehlt die centripetale Nervenverbindung, so kann auch kein Sehen zustande kommen, selbst nicht in der primitivsten Form, in einem bloßen Wahrnehmen der Unterschiede von hell und dunkel, wenn wir überhaupt dies schon ein physiologisches Sehen zu nennen berechtigt sind. Denn fehlen die Epithelien, dann kann der Lichtstrahl nicht wirken, und fehlen die Nerven, dann kann die Wirkung sich nicht fortpflanzen.

Zum „Sehen“ gehört aber noch ferner die Konzentrierung der Aufmerksamkeit auf die im Bildfelde des Sehorganes vorhandenen, das Sehorgan erregenden Gegenstände plus der Abstraktion, d. h. der Erkennung eines Objektes außerhalb des Sehenden. Die optische Erregung allein, ohne die Thätigkeit der sogenannten Psyche, ist noch kein eigentliches Sehen. Wenn man in's Weite stiert, d. h. seine Accommodation auf die Unendlichkeit eingestellt hat, dann werden auf der Netzhaut alle im Bereich der Sehachsen liegenden Objekte abgebildet, wir „sehen“ aber noch nicht. Erst wenn die Aufmerksamkeit auf einen Punkt gerichtet wird, die Accommodation also in Thätigkeit tritt, kommt zum bloßen Wahrnehmen die Abstraktion hinzu, und erst dann können wir sprechen: wir sehen.

Diese scharfe Umgrenzung des physiologischen Aktes des „Sehens“ einerseits und ihre Gegensätzlichkeit zur bloßen Lichtempfindlichkeit andererseits sind eigentlich selbstverständlich, und es könnte daher fast überflüssig erscheinen, daß ich sie überhaupt hervorgehoben. Indessen die fundamentale Verwechslung, welche die oben genannten Autoren bis einschließlich WILLEM begangen haben, darf wohl als meine Rechtfertigung gelten.

Von einem Sehen, wie es eben definiert wurde, kann aber weder bei *Pholas*, noch bei irgend einer anderen augenlosen Muschel die Rede sein, „denn“, um den Satz von JOHANNES MÜLLER zu wiederholen, „die erste Bedingung zum Sehen ist die spezifische Sensibilität des Nerven und daß der zum Sehen dienende Nerve kein Gefühlsnerv sei“. Ein spezifischer Nerv aber ist bei *Pholas* und bei *Cardium* — die anderen Muscheln fallen überhaupt bei dieser Betrachtung aus — nicht vorhanden, ebenso fehlen spezifische Epithelien.

Aber, so könnte man mir einwenden, wenn bei den genannten Muscheln auch kein wirkliches Sehen stattfindet, so kann doch eine Lichtempfindung, eine Empfindung der „Undulationen des Prinzips“ vorhanden sein. Dieser Einwand wäre nicht stichhaltig. Damit Licht empfunden werde, müssen die Ätherschwingungen rein, ohne chemische und thermische Nebenwirkungen sich entfalten können. Das ist aber bei *Pholas* und *Cardium* unmöglich, weil an den Stellen, welche als die peripheren Sitze der Lichtwahrnehmung betrachtet werden, sich nur Pigmentzellen finden, und diese leiten kein Licht, sondern absorbieren es. Durch die Absorption der Strahlen ist aber die Empfindung des Lichtes — und diese letztere ist die Vorbedingung des Sehens — ausgeschlossen. Damit Licht — Licht bleibt, muß es auf Gebilde tref-

fen, welche die Lichtwellen fortpflanzen, also Gebilde, in denen selber Schwingungen, ähnlich denen des Lichtäthers, hervorgerufen werden können. Wenn aber ein Bestandteil des tierischen Körpers zu dieser Funktion nicht geeignet ist, so ist es das Pigment, welches durch Aufsaugen des Lichtes dessen Schwingungen in ganz andere Bewegungen umsetzt.

Für die meisten Fälle trifft die Bemerkung von JOHANNES MÜLLER zu, daß die auf der Haut durch das Licht bedingten Empfindungen Wärme sein werden; bei Pholas (und auch bei Cardium?) werden sich infolge einer besonderen Molekularstruktur des Pigmentes andere, chemische Wirkungen entfalten, die aber niemals als eine Lichtempfindung betrachtet werden dürfen.

Lichtempfindend also ist Pholas, sind die anderen Muscheln nicht, und es ist daher unlogisch, wenn DUBOIS hier von einem Mechanismus „de la vision“, WILLEM von „perceptions dermatoptiques“, PATTEN, RYDER und SHARP von „primitive visual organs“ sprechen. Dagegen ist Pholas lichtempfindlich, d. h. Lichtstrahlen, welche auf bestimmte Teile der Körperoberfläche dieses Tieres fallen, bewirken eigentümliche, nicht näher erkennbare Veränderungen in dem Pigmente seiner Zellen, die von dem Tiere, wie aus den charakteristischen Bewegungen hervorgeht, empfunden werden. Eine Lichtwirkung haben wir hier, die einen der Wärmeempfindung analogen, wenn auch damit nicht identischen Effekt hervorruft. Daß übrigens nicht jedes Pigment durch Licht in seiner Zusammensetzung alteriert wird, also nicht jedes lichtempfindlich ist, beweisen die anderen Siphoniaten, die auf Beleuchtung nicht reagieren (cfr. diesen Teil p. 161).

Die Ursache der Begriffsverwechslung jener Autoren beruht offenbar in einer Überschätzung der Bedeutung des Pigmentes für das Sehen, die ihren absurdesten Ausdruck in der Arbeit von SHARP (43) gefunden hat. Pigment ist für das Sehen, d. h. für die Lichtwahrnehmung, nur von accessorischer Bedeutung, denn es ist in wirklichen Sehorganen stets so angebracht, daß es überschüssige Lichtmassen absorbiert und so die Licht perzipierenden Elemente vor zu großer Erregung schützt. Mit dem Sehakte als solchem aber hat es nicht das Geringste zu thun. Es kann bekanntlich, wenn auch nur in pathologischen Fällen, ganz fehlen, wie die Augen der Albinos beweisen.

Wir müssen also sagen, daß in Pigmentflecken oder Pigmentzellen niemals eine Lichtempfindung, ein Sehen zustande kommen

kann, und haben daher auch nicht das Recht, solche Zellen oder Flecke als „primitive Sehorgane“ zu bezeichnen.

Damit soll aber durchaus nicht geleugnet sein, daß im Laufe der Stammesgeschichte der Tiere komplizierte Augen aus einfachen Pigmentzellen sich herausgebildet haben können. Es ist vollkommen richtig, wenn HAECKEL in seinem Vortrage „über Ursprung und Entwicklung der Sinneswerkzeuge“ (Gesammelte populäre Vorträge, Heft 2, p. 153) sagt: „In ähnlicher Weise, wie der Hörsinn des Ohres aus dem Tastsinn der Haut, hat sich der Lichtsinn des Auges aus dem Wärmesinn der Haut hervorgebildet.“ Nur darf man dabei nicht außer Acht lassen, daß die Pigmentzelle oder der Pigmentfleck — der Sitz der Wärmewirkung — eine durchgreifende histiologische Umwandlung erfahren haben muß, oder aber, was mir wahrscheinlicher dünkt, daß gegen Licht indifferente Partien in der nächsten Umgebung des Pigmentes sich zu Licht perzipierenden differenziert und dabei die ursprüngliche Funktion des Pigmentes unterdrückt haben.

Wunderlicherweise betrachtet WILLEM in seiner angeführten Arbeit die bekannten Erscheinungen des Heliotropismus der Tiere als „perceptions dermatoptiques“. Seine oben wiedergegebenen Worte lassen keinen Zweifel darüber, daß er den Heliotropismus als eine Äußerung optischer Wahrnehmungen auffaßt. Das ist ganz irrig. Das, was JOHANNES MÜLLER über die angebliche Lichtempfindung durch die Haut gesagt hat, trifft voll zu auf den Heliotropismus, der, wie übrigens auch FOREL nachgewiesen hat, nur als Ausdruck der Empfindungen von Warm und Kalt und damit auch als der Ausdruck individuell verschiedener Lust- und Unlustgefühle zu gelten hat, keineswegs aber auf optische Eindrücke zurückzuführen ist.

Fig. 31. Außenfläche des Analsipho von *Venus gallina*. Entworfen bei Zeiß 2 F, Detail bei Zeiß homogener apochromat. Immersion  $\frac{2,0}{1,30}$ , Okular 8; Indigkarmin-Boraxkarmin; sz. Sinneszellen.

Fig. 32. Siphopapille im Längsschnitte von *Tapes decussata*. Vergr. 1000; Orange-Hämatoxylin; so. Seitenorgan; sz. Sinneszellen.

Fig. 33. Siphon-Außenfläche von *Tapes decussata*. Vergr. 325; Bismarckbraun; x. Sekrettropfen im Epithel.

#### Fig. 34—38. Tellinacea.

Fig. 34. Siphopapille von *Psammobia vespertina*, frisch untersucht. Vergr. 325; d. die dreiteiligen Sinnesorgane.

Fig. 35. Dreiteiliges Sinnesorgan von *Psammobia vespertina*, Mazerationspräparat. Vergr. 790.

Fig. 36. Querschnitt durch den Atemsiphon von *Psammobia vespertina*. Vergr. 14; so. Organe der Seitenlinien; n. Nervenstämmen.

Fig. 37. Organ der Seitenlinien von *Psammobia vespertina*. Entworfen bei Zeiß 2 F, Detail bei Zeiß homogener apochromat. Immersion  $\frac{2,0}{1,30}$ , Okular 8. Chromosmiumessigsäure-Holzessig; so. Seitenorgan; h. Sinneshaare (zerstört); sz. Sinneszellen; gz. Ganglienzellen; n. Nervenfasern.

Fig. 38. Längsschnitt durch eine Siphopapille von *Donax trunculus*. Vergr. 200. Orange-Hämatoxylin.

#### Fig. 39—53. Myacea.

Fig. 39. Querschnitt durch den Atemsiphon von *Solecurtus strigillatus*. Vergr. 7; Hämatoxylin;  $m_1$ . Constrictor-,  $m_2$ . Retractorfasern; n. Nervenstämmen.

Fig. 40. Seitenorgan der Außenfläche am Atemsiphon von *Solecurtus strigillatus*. Vergr. 420; Hämatoxylin; so. Seitenorgan; n. zerstörte Sinneshaare; sz. Sinneszellen; gz. Ganglienzellen; n. Nervenfasern.

Fig. 41. Außenwand des Atemsiphon von *Solecurtus strigillatus*. Vergr. 325; Hämatoxylin; Detail gezeichnet bei Vergr. 790.

Fig. 42. Innenwand des Atemsiphon von *Solecurtus strigillatus*. Vergr. 115; Hämatoxylin;  $md_1$ . Schleimmassen.

Fig. 43. Mantelrand von *Solecurtus strigillatus*. Vergr. 7; Orange-Hämatoxylin.

Fig. 44. Außenwand des Atemsiphon von *Solen vagina*. Vergr. 325; Alaunkarmin; sz. Sinneszellen; x. Karyokinese.

Fig. 45. Innenwand des Atemsiphon von *Solen vagina*. Vergr. 325; Bismarckbraun.

Fig. 46. Branchiale Fläche des Mantelrandes von *Solen vagina*. Vergr. 200; Bismarckbraun.

Fig. 47. Teil eines Schnittes durch eine Siphopapille der

äußeren Reihe von *Lyonsia arenosa*. Vergr. 790; Eosin-Hämatoxylin.

Fig. 48. Schnitt durch das Septum der Siphonen von *Lyonsia arenosa*. Vergr. 200; EHRLICH-Brondr'sches Gemisch; *bs.* Branchial-, *cs.* Kloakensipho; *br.* Branchialraum.

Fig. 49. Innenfläche des Atemsipho von *Maetra stultorum*. Vergr. 325; Bismarckbraun.

Fig. 50. Teil eines Schnittes durch den Mantelrand (ventrale Fläche) von *Mya arenaria*. Vergr. 325; Bismarckbraun; *b.* Binde-substanz; die Epicuticula ist entfernt.

Fig. 51. Epithel der Außenfläche des Mantels von *Mya arenaria*. Vergr. 585; Orange-Hämatoxylin.

Fig. 52. Branchiale Fläche des Mantelrandes von *Mya arenaria*. Vergr. 1000; Orange-Hämatoxylin; *hk.* homogene Körper.

Fig. 53. Mucindrüse am Fußschlitze von *Mya arenaria*. Vergr. 325; Indigkarmin-Boraxkarmin; *md*<sub>1</sub>. Mucinmassen zwischen den Epithelzellen.

#### Fig. 54—58. Pholadacea.

Fig. 54. Leuchtorgane von *Pholas dactylus*, Kopie nach PANCHERL. *a.* Organe des vorderen Mantelrandes; *b.* die dreieckigen Organe; *c.* die siphonalen Organe.

Fig. 55. Schnitt durch die lichtempfindliche Pigmentregion der Sipho-Außenwand von *Pholas dactylus*. Entworfen bei Zeiß 2 F, Detail bei Zeiß homogener apochromatischer Immersion  $\frac{2,0}{1,30}$ , Okular 8. Die Einzelheiten der Muskelfasern *m.* in der Nähe des pigmentierten Epithels sind nach einem in Orange-Hämatoxylin gefärbten Präparate hineingezeichnet; man sieht dieses Detail nicht in Alaunkarminpräparaten, nach deren einem die Figur gezeichnet ist. Hierin treten aber die Sinneszellen *sz.* und ihre Nervenfasern *nf.* klarer als sonst hervor.

Fig. 56. Querschnitt durch die Siphonen von *Pholas dactylus*. Vergr. 7; Bismarckbraun; *bs.* Branchial-, *cs.* Kloakensipho; *l.* Leuchtorgane; *ep.* Wimperepithel der gegenüberliegenden Seite; *n.* Nerven; *g.* Gefäße; *m*<sub>1</sub>. Retractor-, *m*<sub>2</sub>. Constrictorfasern.

Fig. 57. Siphonales Leuchtorgan von *Pholas dactylus*. Vergr. 265; Orange-Hämatoxylin.

Fig. 58. Epithel und Drüsen der den siphonalen Leuchtorganen gegenüberliegenden Stelle von *Pholas dactylus*. Vergr. 325; Orange-Hämatoxylin.

#### Fig. 59—65. Epicuticulabildung.

Fig. 59. *Arca Noae*. Entworfen bei Zeiß 2 F, Detail bei Zeiß homogener apochromat. Immersion  $\frac{2,0}{1,30}$ , Okular 8. Boraxkarmin.

Fig. 60. *Arca barbata*. Vergr. und Färbung wie Fig. 59; *pi.* Pigmentepithel; *ep.* Epicuticulaepithel.

Fig. 61. *Mytilus edulis*. Vergr. wie Fig. 59; 61a. *ep.* Epicuticulaepithel; 61b. *ep.* Epicuticulaepithel; *x.* parallele Streifung;



~~.....~~ Im Mittelrand der Acephalen.  
wie in

~~\_\_\_\_\_~~ H.c. Bezeichnungen wie in b;  
~~\_\_\_\_\_~~  
~~\_\_\_\_\_~~ lappete Epicuticula; cfr. Text;

~~Epicuticula~~ Epicuticula; cfr. Text;  
Hämato-

Vergr. 115; Orange-Hämato-

**Tangr. 325; Bismarckbraun; Be-**

**morpha. Vergr. 200; Bismarck-**

**Untersuchungen über die mikroskop. Fauna Argentinens.**

---

## **Über einige argentinische Gregarinen.**

**Ein Beitrag zur Organisation und Physiologie der Gregarinen  
überhaupt.**

Von  
**Prof. Johannes Frenzel.**

**Mit Tafel VIII.**

---

Die nachfolgende Mitteilung hat in faunistischer Hinsicht insofern einen geringeren Wert, als es nur wenige Gregarinen sind, welche ich aufzuzählen imstande bin. Dies liegt wohl nicht daran, daß in hiesigen Arthropoden und Würmern weniger von diesen Schmarotzern leben sollten als an anderen Orten der Erde. Allein der Zufall mochte dabei eine Rolle spielen, daß gerade die Tiere, welche mir in die Hände fielen, ein negatives Resultat ergaben, welches sich freilich in manchen Punkten geändert hätte, wenn ich meine Aufmerksamkeit in höherem Maße darauf hätte richten können, und wenn überhaupt die hiesige Fauna eine reichhaltigere und mannigfaltigere wäre.

Das Wenige, was ich vorläufig bieten kann, läßt nun auf den ersten Blick erkennen, dass die hier lebenden Gregarinen in allen wesentlichen Punkten mit den schon bekannten Formen Europas übereinstimmen, wie wir dies ja auch von den nord-amerikanischen<sup>1)</sup> wissen; ferner fand ich in der kosmopoliten

---

1) Jos. LEIDY, On several Gregarines, and a singular mode of conjugation of one of them. Proceed. of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1889 Januar, — und Andere.

Blatta wie auch in einer Blaps-Art nicht selten Gregarinenarten, welche mir völlig mit denen der Gattungen Clepsidrina und Stylo-rhynchus übereinzustimmen schienen. Diese würden mithin ebenfalls als kosmopolit anzusehen sein.

Es würde nun vielleicht zwecklos erscheinen, die wenigen nachfolgenden Arten in einer besonderen Publikation zu behandeln. Sie boten jedoch in ihrer Organisation manche bemerkenswerten Eigentümlichkeiten dar, welche deshalb eingehender besprochen sein mögen, als sich Homologa und Analoga dazu wohl auch an anderen Stellen finden werden, und vielleicht eine weitere Verbreitung haben.

Es sind nachfolgende Insekten als Wirtstiere der Gregarinen aufzuführen: *Dermestes vulpinus* FABR. u. *D. peruvianus* CASTELN, *Corynetes ruficollis* F. (?), *Statira unicolor* BLANCH., *Blabera Claziana* SAUSS. und *Panchlora exoleta* KLUG.

Nutzlos würde es sein, die zahlreichen Insekten aufzuzählen, welche ich ohne Erfolg untersuchte; von Interesse aber ist es vielleicht, daß sich darunter besonders viel Phasmiden und Mantiden befanden, welche nach BÜTSCHLI<sup>1)</sup> bis jetzt überhaupt noch keine Gregarinen geliefert hatten. Es ist mithin sehr wahrscheinlich, daß diese Familien niemals oder sehr selten zu Gregarinenwirten werden.

Wie schon früher<sup>2)</sup>, so habe ich es auch jetzt unterlassen, neue Gattungsnamen aufzustellen, da mir die Summe der Merkmale hierfür nicht genügend erschien. Die nachfolgenden Arten seien daher vorläufig in der Sammelgruppe Gregarina vereinigt, mit Ausnahme der letzten, welche ohne Zweifel mit der schon bekannten *Pyxinia rubecula* HAMMERSCHM. nahe verwandt ist.

### Polycystidea.

#### 1. *Gregarina statirae* n. sp. (Fig. 1 bis inkl. 15.)

Länglich-walzenförmig (jung) bis kugelig (erwachsen). Geringe Differenzierung von Ekto- und Entoplasma, kein Sarkocyt. Protomerit kugelig (jung) bis kuppenförmig (erwachsen), vorne hell und körnerfrei, in der Jugend mit kleinem, zapfenför-

1) O. BÜTSCHLI, Protozoa, Bd. I, I. Abteilung, Leipzig 1880—82, p. 583.

2) JOH. FRENZEL, Über einige in Seetieren lebende Gregarinen. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 24, p. 545 ff.

migem Epimerit. Kern bläschenförmig mit maulbeerartigem Kernkörper (Morulit).

Vorkommen: Mitteldarm von *Statira unicolor* BLANCH. — Córdoba (Argentinien).

Wegen der Beschaffenheit des Epimerits könnte man wohl berechtigt sein, diese Gregarine der Gattung *Clepsidrina* zuzuordnen. Da mir aber über die Art und Weise der Fortpflanzung, die ja bei diesem Genus sehr genau studiert ist, nichts bekannt geworden ist, so machten sich doch manche Bedenken geltend, welche schließlich die Einordnung unter der Rubrik „Gregarina“ veranlaßten. Auch LEIDY<sup>1)</sup> hat seine in *Hoplocephala bicornis* gefundene *G. microcephala*, deren äußeres Ansehen nicht unähnlich ist, eben dorthin gestellt.

Die Größe unserer Gregarine kann eine recht beträchtliche werden. Manche Individuen messen ca. 0,3 mm bis 0,35 mm in der Länge und fast 0,2 mm in der Breite.

Es finden sich dann meist zwei gleich große und gleich beschaffene Individuen konjugiert, von denen jedes fast kugelförmig ist, besonders das hintere, da dessen Protomerit ganz flach gedrückt ist (Fig. 1). Zuweilen, aber doch recht selten, trifft man auch ein einzelnes, nicht konjugiertes Individuum an, das dann gleichfalls Kugelgestalt hat. Es mag sein, daß es einst konjugiert war und sich wieder getrennt hat. Auf keinen Fall ist aber anzunehmen, daß es aus der Verschmelzung zweier Individuen hervorgegangen sei. Ebensowenig ist zu vermuten, daß es bei der Präparation mechanisch losgerissen sei, da hier die Syzygien einen sehr festen Verband bilden.

Derartige Riesenformen sind im allgemeinen nicht häufig in einem und demselben Darm. In der Regel vergesellschaften sie sich vielmehr mit kleineren, welche etwa 0,16 bis 0,20 mm lang sind. Der Kern dieser Formen ist dann ca. 0,025 bis 0,03 mm. Andere, noch kleinere messen ca. 0,08 mm; ihr Kern ca. 0,016. Wenn sich das Protomerit deutlich vom Deutomerit getrennt zeigt (Fig. 12), haben sie eine Länge von 0,02 bis 0,025 mm. Sie sind dann noch nicht konjugiert, sondern sitzen in einer Darmzelle etwas eingesenkt. Die kleinsten Formen, welche mir zu Gesicht kamen, waren fast kubisch und maßen höchstens 0,014 mm (Fig. 13).

---

1) JOH. LEIDY l. c. Ac. Nat. Sc. Philad. 1889, p. 11.

Die äußere Gestalt dieser Gregarinen ist, wie wir schon sahen, im erwachsenen Zustande eine fast kugelige (Figg. 1, 4, 9), oft eine allseitig abgerundete ohne hervortretendes Protomerit (Fig. 4). Eine ganz ähnliche Form haben die jüngsten Individuen, nämlich eine annähernd isodiametrische (Fig. 13). Doch sind sie nicht allseitig abgerundet, sondern vielmehr napf- oder tassenförmig, indem zumeist der dem Protomerit entsprechende Vorderteil ein wenig verbreitert erscheint. Beim fortschreitenden Wachstum tritt nun eine bedeutende Längsstreckung ein, so daß jetzt sogar die absolute Dicke sich etwas verringern kann und auch weiterhin im Wachstum zurückbleibt, infogedessen nun eine länglich-walzenförmige Gestalt entsteht (Figg. 3, 8, 12). Ja, die sich eben erst konjugierenden Gregarinen können sogar recht schlank aussehen und etwa 3- bis 4mal so lang als breit sein. Dann aber, oder meist schon vor erfolgter Konjugation nimmt ihr Breitendurchmesser stetig zu (Fig. 2), bis er, wie schon erwähnt, den der Länge erreichen oder in selteneren Fällen sogar noch übertreffen kann (Fig. 4).

Der Querschnitt scheint immer ein Kreis zu sein. Eine Bandform ließ sich nie nachweisen, wenn nicht vielleicht bei sehr großen Exemplaren durch äußeren Einfluß eine leichte Abflachung eintritt.

Das Protomerit ist immer klein und erreicht auch in der Jugend nicht so bedeutende Dimensionen, wie es an anderen Orten wohl der Fall ist. Zwar ist es zuerst, wie wir sahen, breit angelegt, aber dabei doch sehr flach (Fig. 13). Schon kurz vor der Bildung der Scheidewand ist es etwa kugelig und bleibt so während der Anfangsstadien der Konjugation (Figg. 12, 3, 2, 7). Dann jedoch machen sich Veränderungen geltend, welche weiterhin zu besprechen sein werden.

Das Epimerit tritt schon vor Entstehung der Scheidewand auf (Fig. 8). Es hat eine kurze cylindrisch-zapfenförmige Gestalt, indem es am freien Vorderende abgerundet ist. Es kann daher nicht besonders tief in die Mitteldarmzelle des Wirttieres eingesenkt werden, sondern verhält sich ebenso wie das gleiche Organ der *Clepsidrina Blattarum*<sup>1)</sup>. Bald nach dem Lostrennen des Parasiten und kurz vor der Konjugation besteht es nur noch aus einem kleinen knopfförmigen Zäpfchen, eine Erscheinung, die uns späterhin weiter beschäftigen soll (Fig. 2). Den Syzygien

1) BÖTSCHLI, Protozoa, Bd. I l. c., Taf. 35, Fig. 9.

fehlt es natürlich, und zwar schon von Anfang an (Fig. 3), woraus zu schließen ist, daß es entweder vor oder, was weniger wahrscheinlich, während der Konjugation zu Grunde geht.

Die Cuticula mag an dieser Stelle etwas ausführlicher behandelt werden, da über dieses so einheitliche Organ der Gregarinen einige Kontroversen obwalten, die aber möglicherweise ihre natürliche Begründung haben. Denn wie dieses nicht überall denselben Bau und dasselbe Aussehen zeigt, so bleibt seine chemische Zusammensetzung vielleicht auch nicht überall dieselbe. So könnte man wohl vermuten, daß die Cuticula einer darmbewohnenden Gregarine einen höheren Grad von Widerstandsfähigkeit haben müsse, als die einer solchen, die im Leibesraum ihres Wirtes gedeiht, oder daß sie, was auf dasselbe hinauskommen könnte, in jenem Falle mit einem Antienzyme behaftet sei, welches sie gegen die Einwirkung der Enzyme des Mitteldarmes immun mache, wie an einer anderen Stelle ausführlicher erörtert worden ist <sup>1)</sup>.

Man könnte sogar noch weitergehen und der Cuticula der Mitteldarm-Gregarinen spezifische Unterschiede zuschreiben, da ja diese Parasiten nicht ihren Aufenthalt nach Belieben vertauschen können, auf einen bestimmten Wirt angewiesen sind und endlich, in einen anderen verpflanzt, zu Grunde gehen würden, gerade wie es etwa bei den Bandwürmern der Fall ist. Trotzdem kann ja die Cuticula große Übereinstimmungen zeigen, wie sie z. B. im allgemeinen eine hohe Widerstandsfähigkeit gegen chemische Insulte besitzt. Nach dem Berichte BÜTCHLI's (l. c. p. 508) soll sie, wie AIMÉ SCHNEIDER fand, in Essigsäure und Ammoniak leicht löslich sein, während KÖLLIKER das erstere nur teilweise konstatieren konnte. Ich (l. c. Seegregarinen, p. 581) hatte schon früher, bei einer ganzen Anzahl von Gregarinen, festgestellt, daß in Essigsäure jeden Grades keine Lösung eintritt. BÜTSCHLI <sup>2)</sup> fand ferner bei *Clepsidrina Blattarum* ihre Unlöslichkeit in kochendem Wasser und in Speichel (bei 40° C).

Im Nachfolgenden wird man nun ersehen können, daß die Reaktion gegen Essigsäure eine allgemeine Eigenschaft der

---

1) Die Verdauung lebenden Gewebes und die Darmparasiten. Archiv für Anatomie u. Physiologie, Physiolog. Abteilung, 1891, p. 293 ff.

2) Bemerkungen über einen dem Glykogen verwandten Körper in den Gregarinen, von O. BÜTSCHLI. Zeitschrift für Biologie, Bd. XXI, N. F. III, p. 606 u. 607.



Cuticula zu sein scheint, wie auch ihre Unlösbarkeit in Wasser, Alkohol, Chloroform etc. Da aber zuweilen doch gewisse Veränderungen der Cuticula bei Behandlung mit Essigsäure eintreten, so möchte sich hierin eine gewisse Differenzierung vorbereiten, die weiterhin noch bei Behandlung mit anderen Chemikalien ihren Ausdruck findet.

Bei Besprechung des feineren Baues der Cuticula unserer *Gregarina statirae* haben wir zwischen alten und jungen Individuen zu unterscheiden und die Übergänge zwischen beiden Stadien zu beobachten. Vielleicht ist dieser Umstand auch für die chemische Struktur nicht ohne allen Einfluß und mag — es ist dies nichts als eine Möglichkeit — an den oben erwähnten Kontroversen mit schuld sein.

Die Dicke dieser Cuticula ist überall eine verhältnismäßig geringe, und kann man sie noch als „doppeltkonturiert“ ansehen. Namentlich bei großen Individuen ist sie sehr dünn, bei jungen aber absolut dicker (vergl. Figg. 1, 4 und 8, 12). Ihr Wachstum hält mithin mit dem des Körpers nicht gleichen Schritt, so daß sie durch eine nicht unbeträchtliche Dehnung eine Verdünnung erfährt, wie später noch genauer zu zeigen ist.

Bei mittelgroßen oder großen Individuen ist ihre Dicke ferner eine nahezu gleichmäßige (Figg. 1, 2 etc.), während sie bei ganz jungen und halbjungen am hinteren Ende erheblich verdickt ist, eine Erscheinung, der wir weiter unten noch einmal begegnen werden und die vielleicht von weiterer Verbreitung ist (Figg. 8, 12, 13).

An halbjungen Exemplaren kann man an dem abgerundeten hinteren Ende außerdem regelmäßige und ziemlich tiefe Einkerbungen wahrnehmen (Figg. 8, 12), welche der Ausdruck der Längsstreifung der Cuticula sind. Daraus geht hervor, daß dieses so weit verbreitete Streifensystem nicht aus Leistchen auf der Cuticula besteht, sondern vielmehr feine Rillen oder Furchen repräsentiert, welche sich in den dickeren Teil der Cuticula etwas tiefer als sonst einsenken. Diese Streifung tritt schon frühzeitig auf und läßt sich schon konstatieren, ehe noch das Proto- vom Deutomerit getrennt ist (Fig. 8). Hier sieht man es nicht bei ganz hoher Einstellung des Tubus, sondern erst, wenn man damit ein ganz klein wenig niedriger geht, ein Umstand, der ihre Rillennatur von neuem demonstriert. Die jüngsten Individuen haben aber noch keine Längsstreifung, sondern überhaupt eine etwas abweichend konstruierte Cuticula. Diese ist hier, wie wir schon

wissen, recht dick (Fig. 13). Stellt man nun den optischen Schnitt scharf ein, so bemerkt man am hinteren Rande zwar auch eine Zeichnung, welche man für die obigen Einkerbungen halten könnte. Allein dieselbe Zeichnung zieht sich gleichmäßig über die Seitenränder hin fort und umgiebt den größten Teil des isodiametrischen Körpers; es ist eine Querstreifung, welche senkrecht die Wandung der Cuticula durchsetzt, weshalb sie also gar nicht der Ausdruck einer Längsstreifung sein kann. Man müßte hier ein besonderes, komplizierteres Streifensystem annehmen, welches teils aus Längs-, teils aus Querrillen bestände. Sieht man schärfer zu, so vermißt man aber wirkliche Einkerbungen, wie wir sie oben sahen, und es wird der Eindruck hervorgebracht, als wenn die Cuticula senkrecht von Poren durchsetzt, oder als wenn sie aus mosaikartig aneinandergereihten Prismen aufgebaut wäre, ein Verhalten, dem wir später gleichfalls noch einmal begegnen werden. Wird nun das Mikroskop höher eingestellt, so kann man sich überzeugen, daß die oben beschriebene Längsstreifung bei diesen jüngsten Individuen überhaupt noch gar nicht ausgeprägt ist, was ein weiterer Beweis ist, daß sie nicht Ursache der porenartigen Skulptur der Cuticula sein kann <sup>1)</sup>).

Wie bei den jüngsten Individuen, so wird auch bei halb und ganz erwachsenen die Längsfurchung der Cuticula vermißt, während man sie bei mittelgroßen leicht sehen kann. Man bemerkt hier auch, daß sie keine genau parallele ist, sondern daß die Linien zuweilen ineinander laufen, wobei sie aber immer möglichst längsgerichtet bleiben (Fig. 12). Wie bei anderen Gregarinen sind sie sehr fein und dicht aneinandergereiht und erstrecken sich sowohl über das Deuto- wie über das Protomerit, dieweil sie am Epimerit nicht mehr nachweisbar waren. Während sie aber hinten, wie schon erwähnt, ziemlich tiefe Furchen darstellen, verflachen sich dieselben im Verlauf nach vorne und sind am vorderen Ende des Protomerits sehr fein und zart.

Der Umstand, daß diese Längsstreifen, deren Richtung übrigens nicht genau mit der Längsachse parallel, sondern eine leicht schraubige ist, bei großen Individuen fehlen, könnte vielleicht so gedeutet werden, daß sie nur eine Faltung der Cuticula repräsentieren, die sich bei der schon genannten Dehnung der letzteren ausgleiche. Daß dies nicht so ist, haben schon BÜTSCHLI (l. c.

---

1) Auch eine Faltung ist hier ausgeschlossen.

p. 509) und andere Beobachter gezeigt, wie ersterer auch bei der *Monocystis magna* am vorderen Ende eine rippen- oder zähnenartige Skulptur sah, die dort jedenfalls darauf beruht, daß die Streifen feine Leistchen und keine Furchen darstellen, wie mir dies auch bei der *Aggregata portunidarum* wahrscheinlich erschien. Damit soll aber nicht ein wesentlicher Unterschied zwischen beiden Systemen statuiert werden, denn in der Regel stehen die Streifen so enggedrängt, daß der zwischen ihnen vorhandene Zwischenraum nicht viel breiter ist, als die Streifen selbst, so daß man mithin sowohl ein Leistchen- wie auch ein Rillensystem herausfinden kann, je nachdem man mehr Wert auf die Erhebungen oder Vertiefungen legt. Nur dort, wo die Streifen mehr auseinanderweichen, kann das eine oder das andere überwiegen. Ein solches Auseinanderweichen findet hier nun am Hinterende statt, so daß die Vertiefungen schmaler sind und wie Einkerbungen erscheinen, während am Vorderende ein Zusammenlaufen die Regel ist, so daß sich hier die Zwischenräumen verengern, wodurch eine Leistenbildung zustande kommt, welche den Rand zähnenartig erscheinen läßt (Fig. 10).

Schon AIMÉ SCHNEIDER war es aufgefallen, daß die Längsfaltung der Cuticula, die sich oft neben der Streifung findet, im Leben nicht sichtbar ist, sondern es erst durch Reagentien werde. Wenngleich nun das erstere nach BÜTSCHLI (l. c. p. 509) nicht allgemein richtig ist, so haben doch die Reagentien auf das schärfere Hervortreten der Skulpturierung einen unverkennbaren Einfluß. Es war schon weiter oben gesagt worden, daß bei großen Individuen der *Gr. statirae* die Längsstreifung der Cuticula nicht zu sehen ist. Dennoch aber ist sie vorhanden und kann wie jene Längsfaltung anderer Gregarinen durch passende Behandlung sichtbar gemacht werden, so etwa mit Essigsäure, Alkohol, Glycerin etc. Es ist schwer, für diese Erscheinung einen Grund zu finden. Vielleicht tritt in der Substanz der Cuticula eine gewisse Veränderung, eine Koagulation etwa, ein; vielleicht aber ist die dichte Erfüllung des Entoplasmas mit Körnern mit daran schuld, daß die Streifung verdeckt wird, denn man kann sie zuweilen noch an körnchenfreieren Stellen, so vorne am Protomerit, erkennen (Fig. 10). Ferner mag es auch sein, daß die Dehnung, welche die Cuticula bei reiferen Individuen erfährt, eine Verflachung der Skulptur herbeiführt, wie auch die zuerst so deutliche Einkerbung am hinteren Ende mit der Zeit verschwindet.

Das Epimerit besitzt gleichfalls eine Cuticula; doch ist sie hier sehr dünn und zart. Ferner hat sie keinen so glatten Umriß wie am eigentlichen Körper (Figg. 8, 9). Fast scheint es, als wenn das Epimerit nichts sei als eine Ausstülpung des Proto-merits, so daß sich die ursprünglich dickere Cuticula an dieser Stelle ganz dünn ausgezogen hat, dergestalt, als wenn man an einer Kautschukmembran an einem Punkte mit dem Finger eine Hervorwölbung verursacht. Für diese Auffassung würde noch ein anderer Umstand sprechen, der weiter unten zu berühren ist. Anderenfalls unterscheidet sich die Membran des Epimerits von der Cuticula, daß ihr die dieser eigene Streifung fehlt, was sich vielleicht von der großen Verdünnung der Cuticula ableiten ließe.

Da ich früher hinsichtlich des chemischen Verhaltens der Cuticula zu Resultaten gekommen war, welche sich mit denen meiner Vorgänger nicht ganz deckten, so glaube ich auf diesen Umstand von neuem mein Augenmerk richten zu müssen. Ist doch diese Eigenschaft der Cuticula deswegen von Interesse, als wir in ihr teilweise wenigstens eine Erklärung für den erstaunlichen Widerstand suchen müssen, welchen die Gregarinen den Einwirkungen des Mitteldarm-Enzymes entgegenzusetzen imstande sind. Es ist allerdings eigentümlich, um dessen schon hier zu gedenken, daß die Cuticula gerade Säuren gegenüber so resistent ist, mit denen sie im Mitteldarm der Wirbellosen gar nicht einmal in Berührung kommt.

Behandelt man nun Exemplare jeden Alters — von ganz jungen jedoch abgesehen, wo mir die Erfahrungen fehlen — mit Essigsäure, so treten folgende Erscheinungen ein, welche nur deswegen nicht immer ganz konstant sind, als das Reagens nicht immer gleichmäßig genug unter dem Deckglas zur Wirkung kommt.

Starke (halb bis ganz konzentrierte) Essigsäure verursacht gewöhnlich eine solche Quellung des Plasmas, daß die Cuticula dem Druck nicht mehr widerstehen kann und einreißt. Dann aber verharret sie nicht bei der durch diese Quellung verursachten Dehnung, sondern zieht sich sofort wieder elastisch zusammen, so daß der Inhalt zum guten Teil hinausgetrieben wird. Ja, diese Zusammenziehung schreitet noch weiter, so daß der von der Cuticula umgebene Raum nun kleiner als vorher, als im Leben des Tieres ist. Dies könnte auf zwei Ursachen beruhen, entweder auf einer direkt zusammenziehenden Wirkung der Essigsäure, oder

auf einem Turgor, einer Spannung, welcher die Cuticula im Leben unterworfen ist. — Wie bereits weiter oben vorweggenommen, ist letzteres das Richtige; denn zerdrückt man eine Gregarine, derartig daß ein Teil des Inhaltes sich entleert, so wird man meist finden, daß sich die Cuticula etwas zusammenzieht und einen kleineren Körper umschließt als vorher. Und daß diese Kontraktion nicht etwa vom lebenden Plasma des Tieres ausgeht oder vom Sarkocyt, erkennt man wieder daraus, daß sie gerade dann am schönsten eintritt, wenn ein so kräftiges Reagens, wie konzentr. Essigsäure, jede Lebensthätigkeit zum Erlöschen geführt hat.

Nachdem das Plasma zum Quellen gebracht und noch ehe die Cuticula geplatzt ist, was oft gar nicht eintritt, da sie einen hohen Grad von Dehnbarkeit und Festigkeit besitzt, läßt sich ihre Längsstreifung besonders klar erkennen, wenn sie auch vorher verdeckt war. Hierin liegt nun der Beweis, daß ihr keine Faltung zu Grunde liegt, da eine solche Anordnung bei einer Dehnung doch eher verschwinden und nicht deutlicher werden würde.

Wird bald nach der Behandlung mit Essigsäure mit Wasser ausgewaschen, wobei der gesamte Zellinhalt schrumpft, so zieht sich auch, wie kaum anders zu erwarten, die Cuticula in gleichem Maße zusammen, ohne Falten zu schlagen. Auch hier dürfte die Kontraktion über das normale Maß hinausgehen, so daß der Gesamtkörper jetzt etwas kleiner als im Leben erscheint. Da ferner, wie wir oben sahen, die Cuticula durch die Essigsäure direkt nicht irgendwie beeinflußt wurde, so wird auch jene Kontraktion auf Rechnung des Plasmas zu setzen sein, da nicht zu erwarten ist, daß Wasser einen kontrahierenden Einfluß auf die Cuticula ausübe. Sie folgt eben aus der Bewegung des Plasmas.

Nachdem man erst mit Essigsäure behandelt und dann mit Wasser ausgewaschen hat, kann man wieder Essigsäure hinzufügen: der Inhalt wird von neuem ausgedehnt, und die Cuticula nimmt daran wie gewöhnlich teil, wenn sie nicht platzt. Wäscht man nun noch einmal mit Wasser aus, so wiederholt sich auch das Spiel der Schrumpfung von vorn.

Aus diesen Versuchen sollte man nun schließen können, daß die Substanz der Cuticula durch Essigsäure keine Änderung erfahre. In der That bleibt ihr Aussehen das gleiche. Läßt man aber diese Säure in konzentriertem Zustande längere Zeit, z. B. 24 Stunden und mehr, einwirken, so verschwindet nach und nach der starke Glanz, der ihr stets eigen ist, so daß sie nachher eigentümlich rauh und

körnig erscheint, fast als wenn sie angeätzt wäre. Dies kommt natürlich absolut keiner Auflösung gleich, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man nunmehr mit Wasser auswäscht. Das Plasma zieht sich zusammen in der oben ausführlich geschilderten Weise, die Cuticula zwar nicht mehr ebenso, aber man kann sie nun um so deutlicher sehen, da sie Falten wirft. Sie hat nämlich, und das ist der wichtigste Erfolg der Säurebehandlung, ihre Elastizität verloren und folgt jetzt der Kontraktion des Plasmas, wie die Schale bei einer eingetrockneten Frucht es thut.

Selbst in großer Verdünnung wirkt die Essigsäure in der beschriebenen Weise, bis schließlich ein solcher Grad von Verdünnung erreicht ist, wo sie weder Quellung noch Schrumpfung verursacht. Dann sind auch kaum noch zerstörende Folgen für die Cuticula wahrzunehmen.

Von weiterem Interesse ist das Verhalten der Cuticula gegen Salpetersäure. Wirkt diese in konzentriertem Zustande, so ist die erste Folge eine der bei Essigsäure beobachteten entgegengesetzte, indem sich das Plasma kontrahiert, wobei der Turgor der Cuticula einer elastischen Zusammenziehung, wie zu erwarten, Platz macht. Gleich darauf aber tritt eine leichte Quellung ein, bis ungefähr der natürliche Umfang wieder erreicht ist, wobei sich die Cuticula also ebenfalls dehnt. Sowohl bei der Schrumpfung, wie auch bei der Quellung ist die vorher nicht entdeckte Längsstreifung vollkommen deutlich. — Wird nun mit Wasser behandelt, wobei eine starke Schrumpfung des Plasmas statthat, so wird die Elastizitätsgrenze nach unten so weit überschritten, daß keine weitere Kontraktion der Cuticula mehr erfolgen kann und diese sich nun in Falten dem Plasma anschmiegt. Es geht daraus hervor, daß ihre Dehnung oder ihre Kontraktionsfähigkeit doch nur eine begrenzte ist, und daß sie, bei gegebener Gestalt, sich nicht bis zum Minimum des Volumens und der Oberfläche zusammenziehen kann. Wir werden mithin den gewöhnlichen Zustand der Cuticula als ihr Optimum, ihre Dehnung bis zum Platzen als ihr Maximum und ihre Kontraktion bis zum Faltenwerfen als ihr Minimum zu bezeichnen haben.

Eine weitere Abweichung folgt dem Einfluß der Salpetersäure bei längerer Einwirkung. Noch nach 24 Stunden und mehr zeigt sich die Cuticula nämlich völlig unverändert, nicht nur nicht gelöst, sondern, im Gegensatz zu Essigsäure, nicht einmal in ihrem Aussehen, ihrem Glanze herabgesetzt.



Verdünnte Salpetersäure verhält sich im allgemeinen ähnlich. Auch sie bewirkt nach 24 Stunden keine irgendwie sichtbare Umformung der Cuticula.

Stehen sich trotzdem Essigsäure und Salpetersäure hier in ihren Wirkungen ziemlich nahe, so gilt dies nicht mehr von Schwefelsäure. Ist diese konzentriert, so geht die Cuticula nämlich langsam in Lösung, so daß man ihrem Schwinden mit dem Auge folgen kann. In halbverdünnter Schwefelsäure widersteht sie schon etwas länger und bleibt noch einige Zeit nach Lösung der Körner, ein Verhalten, das sich um so mehr markiert, je mehr die Säure verdünnt ist. In etwa 15-prozentiger Säure kann man sodann die Cuticula und ihre Streifung noch etwa  $\frac{1}{2}$  Stunde lang verfolgen; und wenn dann die Körner in Lösung gehen, so bleibt sie noch lange als leere Hülle zurück.

Da 15-prozentige Schwefelsäure immer noch als starke Säure anzusehen ist, so werden wir nunmehr im allgemeinen konstatieren dürfen, daß die Cuticula der *Gr. statirae* in Säuren jeder Art und jeden Grades sehr schwer oder gar nicht löslich ist.

Von Alkalien habe ich zwar nur Natronlauge zur Anwendung gebracht, aber ein mit dem obigen ziemlich übereinstimmendes Resultat erhalten. Bereits ARMÉ SCHNEIDER fand die Löslichkeit der Cuticula im Ammoniak; bei *Callyntrochlamys* Frenz. (l. c. p. 548) dagegen sah ich sie in Kalilauge nicht gelöst, während dies bei *Gr. salpae* (l. c. p. 567) in verdünntem Ammoniak und 5-prozentiger Kalilauge (?) geschah.

Bei der *Gr. statirae* wie auch bei *Clepsidrina polymorpha*, die ich früher untersuchte, wurde die Cuticula durch konzentrierte Natronlauge langsam, aber sichtbar gelöst. In verdünnter Natronlauge, deren Gehalt leider nicht festgestellt wurde, blieb die Cuticula hingegen erhalten und widerstand sogar anhaltendem Kochen, nachdem die Körner schon längst gelöst waren.

Daraus läßt sich ungefähr der Schluß ziehen, daß die Cuticula auch den Alkalien kräftig widersteht, aber nicht so kräftig wie den Säuren, daß sie sich in konzentrierten löst, in verdünnten jedoch erhält.

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß die Einwirkung von Speichel während 24 Stunden bei ca. 42° C keine bemerkenswerten Folgen hatte, ein Resultat, das sich dem von BÜTSCHLI erhaltenen an die Seite stellt.

Fassen wir nunmehr die oben gewonnenen Ergebnisse zusammen, so können wir den Satz aufstellen, daß die Cuticula der

*Gr. statirae* sowohl in mechanischer wie auch in chemischer Hinsicht eine im hohem Grade kräftige ist. BÜTSCHLI <sup>1)</sup> hatte nun gefunden, daß die Lösung der im Plasma enthaltenen Körner „jedenfalls sehr schwer durch die beim Kochen nicht zerstörte Cuticula diffundiert“. Daraus könnte man nun vielleicht schließen, daß sie überhaupt und ganz allgemein nicht oder in geringem Grade permeabel sei. Aber nur wenn dieser Schluß auf die tote Cuticula beschränkt wird, könnte er Giltigkeit haben. Ferner konnte ich mich leicht überzeugen, daß bei den oben ausgeführten Reaktionen die Säuren sowohl wie die Alkalien, wie dann noch Wasser, Alkohol etc. recht leicht durch die tote Cuticula hindurchpassieren. Jener Schluß muß also noch weiter beschränkt werden und hat vielleicht nur für schleimige Substanzen oder Colloide Giltigkeit. Die lebende Cuticula hingegen muß auf alle Fälle sehr durchlässig sein, denn sie vermittelt ja die Aufnahme der Nahrung, die vermutlich in Peptonen, Zucker, Wasser u. s. w., also den Produkten der Verdauung im Mitteldarme des Wirttieres besteht. Es gelang mir, die *Statira unicolor*, einen niedlichen, lebhaften, braunen Käfer, längere Zeit in der Gefangenschaft zu halten und mit Weißbrot zu füttern, das er gerne fraß. Die getöteten Exemplare waren immer reich an großen und kleinen Gregarinen, ein Beweis, daß jene Speise eine zusagende war. Sie bestand also zum größten Teile aus Kohlehydraten (Stärke, Dextrin etc.), und ich konnte auch im sog. Magen des Käfers viele Stärkekörner in halbverdaulichem Zustande antreffen. Die Nahrung unserer Gregarine besteht folglich auch zum größten Teil aus umgewandelten Kohlehydraten, und da BÜTSCHLI (Zeitschr. f. Biologie) gefunden hatte, um es schon hier zu erwähnen, daß die Körner des Entoplasmas einen dem Glykogen nahestehenden Körper darstellen, welcher bei Behandlung mit Schwefelsäure reduzierenden Zucker ergibt, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß jene Körner wenigstens teilweise die unmittelbaren Abkömmlinge dieser Stärkenahrung sind. Schwieriger freilich liegt der Fall, wenn wir Gregarinen aus solchen Tieren in Betracht ziehen, die nicht von Kohlehydraten leben, ein Fall, auf den wir jedoch erst weiter unten genauer einzugehen haben.

Haben wir nunmehr gesehen, daß die Cuticula einen recht bemerkenswerten Grad von Durchlässigkeit besitzen muß, so hat man sich doch wohl zu fragen, ob denn diese Durchlässigkeit nur für

---

1) Zeitschrift für Biologie l. c. p. 606.

gewisse Substanzen, nämlich für Kohlehydrate und Peptone gelte, und nicht auch für die Enzyme, nämlich für das tryptische Ferment des Mitteldarms. Zwar hat ja BÜRSCHLI eine gewisse Undurchlässigkeit konstatiert, aber doch nur für die tote Membran. Über ihren Zustand im Leben wissen wir nichts. Die Peptone und Kohlehydrate sind wässrige Lösungen, welche leicht durch eine tierische Membran diffundieren; aber auch die Enzyme sind wässrige Lösungen, und warum sollte man nicht das Gleiche von ihnen erwarten? Setzen wir aber den Fall, die Enzyme diffundierten nicht durch die Cuticula, sondern blieben außerhalb derselben, so ist damit noch nicht ihre Unzerstörbarkeit durch die Enzyme erklärt, da sie ja an ihrer äußeren Oberfläche in innige Berührung damit kommt. Aber, so wird man sagen, die Cuticula ist doch so außerordentlich resistent und ist wahrscheinlich nicht verdaubar. Es ist somit die Verdaubarkeit der Cuticula zu prüfen.

Daß die lebende Cuticula nicht verdaut wird, sehen wir unzweifelhaft. Man kann im Mitteldarmsaft schwimmende Gregarinen längere Zeit beobachten, wie sie sich krümmen, kontrahieren und langsam wandern. Man sieht aber niemals eine Veränderung der Cuticula, denn sie bleibt immer vollkommen glattrandig. Es wäre nur noch möglich, daß sie sehr schwer löslich sei, daß sie außen langsam angegriffen werde und sich von innen heraus immer wieder gleichmäßig ergänze. Aber man kann sich nur schwer eine solche außerordentliche Gleichmäßigkeit in diesen Vorgängen vorstellen, wie ja auch von organisierten Substanzen bekannt ist, daß ihre Lösung gewöhnlich im selben Grade von innen heraus wie von außen herein vor sich geht, beispielsweise die eines Stärkekornes. Der nachfolgende Versuch giebt darüber weitere Auskunft.

Nach allen Überlegungen schien mir die Unverdaubarkeit der lebenden Cuticula unabweisbar. Was aber, so fragte ich mich, würde geschehen, wenn man sie in ihrem toten Zustande einer Verdauungsprobe unterwerfen würde.

Zunächst setzte ich zu einem Präparate, welches lebende Gregarinen enthielt, verdünntes Glycerin, das wohl diese Tierchen tötet, aber, was bekannt ist, die Wirksamkeit der Enzyme nicht aufhebt. Die Gregarinen starben, wobei sie mäßig schrumpften, aber die Cuticula blieb. Hier mochte nur wenig Verdauungsferment vorhanden sein, weshalb der Versuch verändert wurde. Ich zerrieb jetzt einige Käferdärme mit den Gregarinen, versetzte

mit verdünntem Glycerin und beobachtete unter dem Mikroskop. Allein auch jetzt war keine Wirkung. Da nun aber die Cuticula der Gregarinen gegen starke Chemikalien sehr widerstandsfähig ist, so war mit diesen Versuchen doch höchstens ihre Sch w e r v e r d a u l i c h k e i t festgestellt. Der zweite Versuch mußte also auf längere Zeit ausgedehnt werden, was in der Weise bewerkstelligt wurde, daß der Objektträger auf etwa 24 Stunden in die feuchte Kammer gelegt wurde. Und jetzt zeigte sich ein ganz anderes Resultat, denn die Cuticula war teilweise verschwunden, teilweise fanden sich noch Fetzen und Reste von ihr vor. Es war also eine Zerstörung derselben eingetreten, die nur auf Rechnung der fermentativen Einwirkung des Verdauungssaftes gesetzt werden konnte, womit die Verdaubarkeit der Cuticula bewiesen sein dürfte <sup>1)</sup>. Damit ist aber auch zugleich gezeigt, daß die Verdauung derselben nicht gleichmässig von außen nach innen fortschreitet, sondern daß sie ebenso unregelmässig vor sich geht, wie etwa bei einem Stück Fleisch, einem Stärkekorn oder einem Chitinhäutchen.

Kehren wir nunmehr zum Ausgangspunkt zurück, und halten wir fest, daß die Cuticula der Gregarinen als solche im Prinzip auch verdaubar ist, so muß sie im Leben einen ganz besonderen, freilich noch etwas mystischen Schutz erhalten, den ich als einen *antienzymatischen* bezeichnet habe, wie an anderer Stelle <sup>2)</sup> ausführlicher nachzulesen ist.

**Das Plasma.** — Wie die Gregarinen außen von einer Cuticula umgeben werden, so werden sie innen von einem Plasma erfüllt, das man gewöhnlich wie bei den übrigen Protozoen in ein Ekto- und Entoplasma einteilt, ohne daß immer eine scharfe Scheidung möglich wäre. Es scheint dies der Grund zu sein, weswegen manche, wie z. B. FR. LEYDIG, lieber von einem Hyaloplasma sprechen, welches sich sowohl außen wie innen verteilte und innen gewöhnlich Körnchen führe. Allein aus theoretischen Gründen bin ich der Ansicht, daß jedes Protoplasma überhaupt hyalin sei und daher als Hyaloplasma zu bezeichnen wäre, so daß alles das was als Körnchen, Krümelchen, Tröpfchen u. s. w. erscheint, nicht unmittelbar zu dem lebenden Protoplasma gehöre, sondern tote Produkte desselben oder wasserärmere Reservestoffe oder dergl. darstelle. Wie man nicht selten wohlausgebildete Krystalle in den Zellen antrifft, die gerade wie die Krystalle nicht-organi-

1) Bakterien dürften hier nur nebenbei in Betracht kommen.

2) Die Verdauung lebenden Gewebes und die Darmparasiten l. o.

sierter Substanzen wasserärmere Zustände darstellen als ihre Lösungen, so werden die geformten Bestandteile des Zellplasmas im allgemeinen nichts anderes sein, als wasserärmere Zustände des Protoplasmas, seiner Teile und seiner Produkte, eine Einrichtung, die deshalb besonders vorteilhaft erscheinen muß, als eine Zelle auf diese Weise ja mehr Materie enthalten kann, als wenn sich alles in ihr in Lösung befände. Sie hat, mit anderen Worten, das überflüssige Wasser abgegeben.

Betrachtet man eine *Gr. statirae*, so wird man ein eigentliches Ektoplasma nicht finden können. Alle großen Individuen besonders sind mit den Paraglykogenkörnern bis zur Cuticula hin gleichmäßig erfüllt (Fig. 1, 4, 7, 9). Aber auch bei jungen Tieren, wo dies nicht statthat, läßt sich im Plasma keine Grenze ziehen (Fig. 7, 12, 13). Bei mittelgrossen häuft sich zwar auch hier, wie dies bei anderen Gregarinen nicht selten ist, der Körnerinhalt mehr central an, ohne sich aber scharf vom helleren<sup>1)</sup> Außenplasma abzuscheiden (Fig. 12, 15). Zweier Ausnahmen ist nur zu gedenken, nämlich des Protomerits auf der einen Seite und einer möglicherweise vorhandenen sehr zarten, subcuticularen Grenzlamelle auf der anderen Seite.

Bei einem großen Individuum (Fig. 1, 4 etc.) scheinen nämlich die Paraglykogenkörner bis dicht an die auffallend dünne Cuticula heranzutreten. Fügt man nun aber ein fixierendes Reagens, z. B. dünne Sublimatlösung hinzu, so springt plötzlich zwischen Cuticula und Körnern eine sehr dünne, helle, homogene und scharf konturierte Lamelle hervor. Dies könnte allenfalls ein Ektoplasma, ein Sarkocyt, sein. Da es jedoch so völlig homogen bleibt, so wird diese Deutung recht zweifelhaft, und eine andere Deutung wurde mir in mindestens gleichem Grade ebenso wahrscheinlich. Es kann nämlich die Lamelle die innere Grenzlinie (Kontur) der Cuticula sein, deren Lichtbrechkraft während des Lebens derjenigen des Plasmas so nahe käme, daß sie hier von diesem nicht scharf zu scheiden wäre. Da ferner das Plasma durch das Sublimat körnig wird und seinen Glanz ändert, so tritt nun die nicht so veränderte innere Grenzlinie scharf hervor. Hiergegen ließe sich einwenden, daß doch das Plasma jene groben Körner besitzt, welche sich nur bis zu dieser Grenzlinie erstrecken könn-

---

1) Dieser Ausdruck wie auch die übrigen bezieht sich auf das Aussehen bei durchfallendem Lichte, wenn nicht ausdrücklich das Gegenteil bemerkt ist.

ten. Während des Lebens aber ist diese Linie nicht nur nicht wahrzunehmen, sondern, wie ich angegeben, die Körner erstrecken sich sogar bis zur äußeren Grenzlinie hin, so daß die Cuticula einfach konturiert aussieht.

Eine zufällig an anderer Stelle gemachte Beobachtung gab mir nun die wahrscheinliche Lösung dieses Rätsels. Bei der weiter unten zu beschreibenden *Pyxinia crystalligera*, welche eine sehr dicke Cuticula hat, sah ich nämlich eine eigentümliche Struktur derselben vorgetäuscht, welche offenbar von einer Spiegelung der Körner an der inneren Fläche der äußeren Grenzschrift herrührte (Fig. 43). Die Cuticula der Gregarinen stellt wie eine Spiegeltafel einen starkglänzenden, von zwei parallelen Flächen begrenzten Körper dar. Bringt man nun, was ja allgemein bekannt ist, einen Gegenstand an die eine Fläche eines Spiegels, so wird er von der anderen Fläche reflektiert. Das Gleiche dürfte daher auch bei diesen Gregarinen der Fall sein, denn hier sind die Körner dicht an die eine Fläche gedrückt, werden von der (äußeren) Fläche reflektiert und täuschen nun innerhalb der Substanz der Cuticula eine weitere Lage von Körnern vor, die thatsächlich gar nicht vorhanden sind. So ließe sich auch die auffallend geringe Dicke der Cuticula von reifen Individuen erklären, die in Wahrheit nur eine scheinbare ist. Weiterhin haben wir noch anzunehmen, daß die Struktur der Cuticula durch koagulierende Substanzen etwas verändert werde, so daß die starke Spiegelung nun fortfällt oder doch sehr gemäßigt wird. Endlich ist noch zu bedenken, daß sowohl das Aussehen des Plasmas wie auch der Körner eine Veränderung erfährt, so daß nun, wenn noch Reflexion stattfindet, diese eine mehr diffuse und nicht so distinkte ist, wie im Leben, wo die einzelnen Körner scharf aus dem Plasma hervorglänzen.

Die andere Ausnahme, welche oben angedeutet ist, bezieht sich auf das Protomerit. — Bei Gregarinen bemerkt man nicht selten, daß dieser Körperteil nicht so vollkommen von den Paraglykogenkörnern erfüllt wird, wie das Deutomerit. Schon früher (Seegregarinen l. c. p. 562, 568) hatte ich diesen Umstand berührt und bei der *Aggregata*, bei der *Gregarina salpae* etc. eine ungleichmäßige Verteilung gefunden. Dies ist auch bei unserer *Gr. statirae* der Fall (Fig. 1, 2, 3, 7, 9, 10). Dennoch aber kann man hier nicht wohl von der Differenzierung eines Ektoplasmas von einem Entoplasma sprechen, sondern nur von einem feinkörnigen Plasma, welches vorne frei von Paraglykogenkörnern ist.



Wird eine *Gregarina statirae* mit koagulierenden Mitteln, beispielsweise mit Alkohol oder Sublimat behandelt, so kann man öfters bei größeren Individuen zwischen der inneren Lamelle der Cuticula des Deutomerits und dem eigentlichen Plasma noch einer weiteren Differenzierung ansichtig werden, welche im optischen Schnitte aus einer Reihe ganz feiner Pünktchen längs der Cuticula besteht. Auch bei Einwirkung von Essigsäure läßt sie sich nachweisen, ist aber überall so undeutlich, daß man über ihre wahre Natur an dieser Stelle keine Klarheit erlangen könnte. Wir verschieben daher ihre Besprechung bis zu der gleichen Erscheinung, welche sich bei der *Gr. blaberae* darbietet.

Eine irgendwie anders gestaltete Differenzierung, ein Sarkocyt, eine Fibrillenschicht läßt sich bei unserer *Gr. statirae* nicht nachweisen.

Wo der Körnerinhalt eine mehr centrale Anordnung zeigt, wie dies bei jüngeren Individuen der Gregarinen gewöhnlich ist, oder wo man ihn durch Quetschen etwas herausgetrieben hat, sieht man ein Plasma zurückbleiben, welches — auch im lebenden Tiere — feine punktförmige Körnchen enthält, und diese weisen, von allerjüngsten Stadien abgesehen, eine unverkennbar centrifugale Lagerung im Gegensatz zu jenen gröberen Körnern (Fig. 12, 15). Sie liegen in der Außenschicht des Plasmas etwas dichter gedrängt und verschwinden nach innen zu ganz allmählich; auch bei höherer Einstellung des Mikroskopes sieht man sie unter der Cuticula liegen. Meist sind sie punktförmig klein und recht scharf aufblitzend; untermischt sind sie, was aber eigentlich nur an körnchenfreien Exemplaren gut zu sehen ist, mit einigen größeren Körnchen und Kügelchen (Fig. 8, 13), die sich, was später noch zu zeigen ist, z. T. als Fett erweisen. Solange noch keine Paraglykogenkörner aufgetreten sind, ist die Verteilung jener feinen Körnchen und Kügelchen im Plasma junger Tiere eine ziemlich gleichmäßige. Die Sonderung erscheint also erst in späteren Stadien.

Die Natur der feinen Körnchen, soweit sie nicht Fett sind, ist kaum zu erweisen; denn bei Behandlung mit Reagentien gerinnt zumeist das gesamte Plasma und läßt die ursprünglichen Körnchen von den neu entstandenen nicht mehr unterscheiden. Vielleicht sind die ersteren auch weiter nichts als geronnene Eiweißpartikelchen oder solche in wasserärmerem Zustande, wie bereits oben vermutet worden ist.

Schon beim Absterben einer Gregarine treten jene Körnchen schärfer hervor. Behandelt man ferner eine solche mit Essigsäure (konz.), wobei, wie wir wissen, Quellung des Ganzen erfolgt, so tritt gleichfalls ein feinkörniger Niederschlag im Plasma auf, der jenen ersten Körnchen ganz gleicht. Dies ist also ein Eiweiß-coagulum aus dem vorher hyalinen Protoplasma, und da dieses durch den ganzen Körper der Gregarinen ziemlich gleichmäßig zwischen den Paraglykogenkörnern verteilt ist, so ist jetzt die feine Körnelung eine ganz gleichmäßige, ohne also noch eine Unterscheidung einer Rinden- von einer Centralschicht zuzulassen.

Hat man erst mit Essigsäure behandelt und wäscht nun mit Wasser aus, wobei gewöhnlich Schrumpfung folgt, so bleibt der feine staubartige Niederschlag unverändert und ungelöst bestehen. Wird sodann durch starke Essigsäure von neuem eine Quellung hervorgerufen, so dehnt sich also das Plasma wieder aus und die feinen Körnchen rücken auseinander. Es gelang mir nicht, an ihnen selbst eine Quellung, ein Größerwerden, zu konstatieren, so daß ich zu der Annahme geneigt bin, daß die Quellung einzig und allein in dem nicht koagulierten, also wahrscheinlich nicht eiweißhaltigen Plasma stattfindet. Da bekanntlich unter den tierischen Substanzen die Leimstoffe durch diese Säure zum Quellen gebracht werden, so liegt der Gedanke gewiß sehr nahe, daß wir hier eine Art von Leimstoff, oder, da dieser doch in Essigsäure mit der Zeit völlig gelöst werden müßte, was hier wohl nicht geschieht, gewissermaßen eine leimgebende Substanz vor uns haben, die etwa derjenigen des fibrillären Bindegewebes der höheren Tiere entspricht.

Die soeben geschilderten Vorgänge lassen sich sowohl bei jüngeren wie auch bei älteren Gregarinen beobachten, bei letzteren nur schwieriger, da die ungelöst bleibenden Paraglykogenkörner das Bild zu trüben geeignet sind. Es ist daher eine Behandlung mit Salpetersäure noch lehrreicher, da hierbei diese Körner verschwinden.

Es ist schon mitgeteilt worden, daß diese Säure in konzentriertem Zustande zuerst eine Schrumpfung des Plasmas verursacht, der schnell eine leichte Quellung folgt. Noch ehe sich dies aber ereignet, tritt sofort innerhalb desselben eine Gerinnung ein, wie wir sie schon bei Zusatz von Essigsäure sahen. Nur ist jetzt die Trübung eine noch stärkere, so daß der Gregarinenkörper ganz undurchsichtig wird. Tritt nun, namentlich bei Wasserzusatz, was

eine neue Schrumpfung verursacht, die Lösung des Paraglykogens ein, so bleibt die Trübung noch eine kurze Zeit bestehen, um dann gleichfalls zu verschwinden, indem also der Eiweißniederschlag größtenteils in der verdünnten Salpetersäure gelöst wird. Ein anderer Teil bleibt im Plasma zurück und bildet ein Maschenwerk, dessen Knotenpunkte sich etwas mehr markieren, von unregelmäßiger Form und Dichte. Die Fädchen bestehen aus ganz feinen aneinandergereihten Körnchen, welche noch nach 24 Stunden und länger wohl erhalten bleiben. Sie erweisen sich zum großen Teil aus Fett, was man daran erkennt, daß sie sich schon vielfach in starkem Alkohol, weiterhin aber auch in nachher zugefügtem Chloroform lösen. Bereits früher hatte ich bei einer Anzahl von Gregarinen Fett nachgewiesen (s. Seegregarinen l. c.), und wenn BÜTSCHLI (s. Zeitschr. f. Biolog. p. 608) darauf hinweist, daß er schon bei früherer Gelegenheit auf jene in Wasser, Speichel und verdünnter Schwefelsäure ungelösten Körnchen aufmerksam gemacht habe, indem er seine Protozoa I, p. 517 citiert, so hob er dort doch ausdrücklich hervor, daß „ihre chemische Natur unsicher blieb“. Den eigentlichen Nachweis von Fett glaube ich daher bei den Gregarinen zuerst erbracht zu haben (Seegregarinen l. c. p. 551, 558, 570, 574 etc.).

Die Einwirkung der Schwefelsäure ist im ganzen eine ähnliche. — Diese Säure ruft in etwas verdünntem (ca. 25 Proz.) Zustande wie Salpetersäure zuerst eine Schrumpfung hervor, welche vielleicht nur auf Wasserentziehung beruht, und darauf folgt gleichfalls eine schwache Quellung. Mittlerweile hat sich sodann derselbe feinkörnige Niederschlag eingestellt, der nun aber gerade wie das Paraglykogen rasch in Lösung geht. Das koagulierte Eiweiß wird also fast sofort in ein Acidalbuminat übergeführt. — Ist die Schwefelsäure noch dünner, nämlich nur ca. 12 ‰, so bleibt das Volumen der Gregarine fast unverändert, indem weder Quellung noch Schrumpfung bemerkbar werden. Der entstandene Niederschlag löst sich langsam wie die groben Körner und es bleibt ein schwaches Netzwerk zurück.

Starke Schwefelsäure hingegen (halbverdünnt bis konzentriert) veranlaßt zuerst eine kräftigere Schrumpfung des Plasmas als ca. 25-prozentige, der eine etwa gleiche Quellung folgt, während sich der Eiweißniederschlag gerade wie jene Körner rasch löst und nur ein Netzwerk mit Knotenpunkten zurückläßt, wie wir es ja schon oben gesehen haben (Fig. 11).

Das Plasma resp. Entoplasma dieser Gregarine besteht mit- hin aus Albuminen, welche erst koaguliert werden und sich dann in Acidalbuminate verwandeln, ferner aus einer quellbaren Sub- stanz, welche durch die Säuren nicht koaguliert wird und die wir als Protocollagen bezeichnen wollen, und endlich aus einer vielleicht nicht eiweißartigen, in Säuren koagulierten, aber nicht gelösten Substanz, welche das trajektorische Netzwerk resp. die Wände von Alveolen bildet, der sich noch Fetttröpfchen hinzugesellen.

K. BRANDT<sup>1)</sup> hatte früher in Protozoen einen Körper gefun- den, welcher sich weder in 10-prozentiger Kochsalzlösung, noch Natriumkarbonat (1 0/0), noch in verdünnten Säuren etc. löst, und den er, da dies in Kupferoxyd-Ammoniak etc. geschah, als ein der Cellulose ähnliches Kohlehydrat ansah, obgleich weder die so wichtige Jodreaktion mit Schwefelsäure noch mit Chlorzink eintraf. Auch die Kernmembran der Amöben hielt BRANDT für einen celluloseartigen Stoff, was man aber mit BÜTSCHLI<sup>2)</sup> kaum wird für richtig halten können.

Die von uns gefundene Substanz hat nun manches mit der BRANDT'schen gemein, in der ich jedoch nicht eine sichere Cellu- losereaktion sehen kann, da ja gerade die mit Jod ausbleibt und die Löslichkeit in Kupferoxyd-Ammoniak doch wohl allein nicht ausschlaggebend ist<sup>3)</sup>. Ein wesentlicher Unterschied zwischen bei- den Substanzen liegt im Verhalten gegen konzentrierte Säuren, in denen unsere ja unlöslich ist. BÜTSCHLI (Protozoa l. c. I, p. 517) hatte ferner bei der Clepsidrina festgestellt, daß das Netzwerk in Kali unlöslich sei. Dasselbe dürfte überhaupt ein allge- meines Eigentum der Gregarinen sein, denn ich hatte es auch schon (Seegregarinen l. c. p. 551 etc.) bei Callyntrochlamys, bei Gregarina cionae und anderen dargestellt und werde später noch darauf zurückzukommen haben. Da es sich z. B. bei Callyn- trochlamys mit Karmin, wenngleich nur schwach färbt und auch im sonstigen Verhalten nicht abweicht, — ist es doch besonders durch Sublimat, Alkohol etc. gut fixierbar —, so ist es vermutlich dem Maschenwerk gleichzustellen, welches bereits als eine ganz

---

1) Mikroskopische Untersuchungen. — Sitzungsberichte der phy- siolog. Gesellschaft zu Berlin. Sitzung vom 13. Dez. 1878, p. 34 und 35.

2) Protozoa l. c. III, p. 1472 und 1506.

3) Auch Seide löst sich ganz oder teilweise in diesem Mittel auf, ohne daß man sie deshalb für celluloseartig ansehen dürfte.

allgemeine Eigenschaft der tierischen Zellen anerkannt ist, sei es, daß es nun ein fädiges Netzwerk nach HEITZMANN u. a., oder ein Waben- oder Alveolenwerk nach BÜTSCHLI darstellt<sup>1)</sup>. Während man bisher aber geneigt war, in diesem Strukturgebilde eine eiweißartige Substanz zu erblicken, worauf das Koaguliertwerden durch Alkohol etc. hinweist, so kann dies mit Berücksichtigung der übrigen Reaktionen nicht mehr völlig zugegeben werden. Obgleich bis jetzt noch der Nachweis der chemischen Übereinstimmung nicht gebracht ist, so daß die Möglichkeit offen bleibt, daß sich das Gleichartige nur auf eine morphologische Übereinstimmung beschränke, so möchte ich doch das erstere als wahrscheinlicher vermuten, wobei ja immer noch gewisse Differenzen zwischen den verschiedenen Zellen offen bleiben könnten, gerade wie auch das eigentliche Protoplasma nicht überall die gleiche Zusammensetzung haben kann. Auch das Nuclein können wir nicht als einheitlichen chemischen Körper mehr betrachten, seitdem in ihm der Träger der so vielgestaltigen Vererbung gefunden worden ist.

Eine gewisse Anziehung, welche unsere Substanz gegen Karmin besitzt, würde die Vermutung entstehen lassen, daß sie dem Nuclein verwandt sei, eine Vermutung, welche, wie wir später sehen werden, der Begründung nicht ganz entbehrt. Solange aber der Beweis hierfür fehlt, ist Vorsicht am Platze, weshalb ich für diese Maschensubstanz des Plasmas vorläufig die Bezeichnung „Alveolin“ vorschlagen möchte.

Die nunmehr besprochenen Eigentümlichkeiten des Plasmas beziehen sich vornehmlich auf das Deutomerit, und hier in erster Linie auf die Umgebung des Kernes, wo das Netzwerk die regelmäßigste und dichteste Anordnung besitzt (Fig. 11); darin könnte man vielleicht schon eine Beziehung zum Kerne erblicken. Auch im Protomerit entsteht ein Netzwerk, das aber hier durch die starke Anhäufung von feinen Fetttröpfchen mehr verdeckt wird. Die Quellungs- und Schrumpfungerscheinungen sind hier im übrigen die gleichen wie im Deutomerit, woraus auf denselben Gehalt an Protocollagen zu schließen ist.

---

1) Ein wesentlicher Unterschied liegt beiden Anschauungen wohl gar nicht zu Grunde, was an andern Orten besprochen werden soll. Wie eine sich stetig verdünnende Alveolenmembran längs ihrer größten Dicke zum Faden, so könnte ein solcher, wenn er sich in der Fläche ausdehnt, zur Alveolenwand werden.

Das Netzwerk, wie es nach koagulierenden Mitteln erscheint, besteht nun nicht, was noch erwähnt werden soll, ausschließlich aus unserem Alveolin, sondern außer den feinen Fetttröpfchen noch aus niedergeschlagenen Eiweißkörnern etc., so daß es verhältnismäßig grob und dicht aussieht. Dieses Coagulum sammelt sich ganz besonders um die Balken der Maschen, oder schlägt sich gar auf diese nieder, während ein anderer Teil die Maschen- oder Alveolenhöhlräume erfüllt, soweit diese nicht von den Paraglykogenkörnern eingenommen werden. Hauptsächlich werden wir darin, wie schon gesagt, Albuminstoffe zu sehen haben. Wendet man aber eine Mazeration in Speichel bei ca. 42° C, wie schon BÜTSCHLI es that, an, so verschwindet ein großer Teil des Coagulums, wie auch (s. unten) das Paraglykogen, und es bleiben außer dem Alveolin, das sich in Speichel nicht verändert, nur noch Fett und echtes Eiweiß übrig. Der verschwundene Körper war mithin kein Eiweiß, da er durch Speichel zerstört wird, scheint aber wie dieses erst flüssig, dann koagulierbar und in Säuren und Alkalien löslich zu sein. Vielleicht deutet diese Substanz auf die BRANDT'sche sog. Cellulose, vielleicht aber auch auf eine andere Kombination hin, deren genaueres Studium noch aussieht. Wir wollen sie hier als Par alveolin benennen.

Das Studium dieses Paralveolins wie auch der übrigen Körper wird sich am besten an jüngeren Individuen ausführen lassen, wo die Paraglykogenkörper sich nicht so bemerkbar machen oder wohl noch ganz fehlen. Diese jungen Tiere sind nämlich, namentlich solange die Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit fehlt, von dem Plasma ziemlich gleichartig erfüllt (Fig. 8) und enthalten nur relativ spärliche Granulationen, von denen die größeren zum Teil Fett, zum Teil Paraglykogen sind. Werden diese Tiere mit Jod behandelt, so färben sie sich nur hellgelb, wobei gewöhnlich auch das Netzwerk sichtbar wird, dessen Färbung nicht abweicht. Jüngere, im Entstehen begriffene Paraglykogenkörner mit Jod nachzuweisen, gelang nicht sicher.

Werden junge Gregarinen ohne Körner mit starker Essigsäure behandelt, so tritt gerade wie bei den größeren eine starke Gerinnung ein, so daß das Ganze trübe und bei auffallendem Lichte schneeweiß wird. Wird jetzt Jod hinzugefügt, so zeigt sich dieselbe Gelbfärbung wie ohne Essigsäure. Auch bei Digestion in Speichel verhalten sich die Jugendformen den reiferen ähnlich, wie auch hier, was noch bemerkt sein möge, die



Cuticula trotz ihres etwas abweichenden Aussehens (Fig. 13) ungelöst bleibt.

**Der Körnerinhalt.** Betrachtet man irgend eine größere Gregarine, so findet man als ihren massigsten Bestandteil die Körner, welche von BÜTSCHLI als Paraglykogen bezeichnet worden sind, nachdem er seine frühere Ansicht, daß sie ein Amyloid seien, zurückgezogen hatte. Dies geschah auf die Einwände hin, welche ich s. Z. auf Grund gewisser Reaktionen dagegen erhoben hatte; und da, wie BÜTSCHLI (Zeitschr. f. Biolog. p. 605) selbst sagt, „Einreden gewöhnlich das Gute mit sich führen, neue Erfahrungen zu veranlassen“, so verdanken wir den Bemühungen dieses Forschers eine Reihe von weiteren Kenntnissen über diesen Körper.

Bei meiner früheren Untersuchung über die Seegregarinen war mir die Reaktion mit Jod und Schwefelsäure nicht geglückt; und obwohl ich mich nachträglich von ihrer Richtigkeit bei Clepsidrina überzeugt habe und meine damalige Argumentation zurücknehmen muß, so kann ich doch noch nicht in ihre Allgemeingiltigkeit einstimmen, solange die Reaktionen an Seegregarinen nicht wiederholt sind, wozu mir jetzt leider die Gelegenheit verwehrt ist. Denn obgleich ich zugebe, die Behandlung mit Jod und Schwefelsäure vielleicht nicht richtig angestellt zu haben, so können damit doch nicht die einmal gewonnenen Resultate aus der Welt geschafft werden, und man wird mindestens anerkennen müssen, daß jene Reaktion nicht unter allen Umständen und gleichmäßig eintrete. Schon das Aussehen der Körner überhaupt ist kein an allen Orten übereinstimmendes und zeigt mehr Abarten, als das vielleicht noch weiter verbreitete Paramylon. Bei manchen Gregarinen sind die Körner sehr grob, bei anderen um vieles feiner. Hier glänzen sie stark, dort weniger; einmal sind sie mehr glatt, das andere Mal mehr rau und runzelig. Ihre Farbe ist schließlich bei auffallendem Lichte eine bald rein weiße, bald gelbliche etc. — Aber nicht nur ihr Aussehen ist ein etwas verschiedenes, sondern auch ihr Verhalten Reagentien gegenüber, was z. B. bei einem verwandten Körper, der bei den Flagellaten eine so bedeutende Rolle spielt, dem Paramylon, nicht in dem Maße der Fall ist, während für die Cuticula der Gregarinen, wie später noch zu zeigen sein wird, etwas dem ersten ähnliches gilt. Bereits früher (Seegregarinen l. c. p. 583) hatte ich auf diese Umstände Bezug genommen. Während nämlich BÜTSCHLI (Protozoa l. c. I, p. 517) von den

bisher bekannten Gregarinen mit Recht aussagen konnte, daß die Körner von „verdünntem Kali und konzentrierten Mineralsäuren rasch gelöst“ werden, so vermochte ich dies bei *Callyntrochlamys*, *Gr. portuni*, *Gr. salpae* etc. nicht zu bestätigen, während es mir bei *Clepsidrina* gelang. Daraus folgerte ich, daß jene Körner „sich nicht überall in gleicher Weise verhalten und demnach wahrscheinlich auch nicht denselben chemischen Bau besitzen, wenngleich sie auch eine gewisse Übereinstimmung überall zeigen“ etc.

Es ist weiter oben schon der Ernährung der Gregarinen und ihrer Wirte gedacht worden, und wir haben bei unserer *Gr. statrix* schon ausgesprochen, daß der körnige Inhalt ein mehr oder minder direkter Abkömmling der Kohlehydrate sein könnte, von denen das Wirttier lebt. Anders ist dies bei den Seegregarinen, deren Wirte mehr omnivor sind und wahrscheinlich wohl in gleichem Maße von stickstoffhaltigen Stoffen wie von Kohlehydraten existieren. Auch die nicht im Darmschmarotzenden Gregarinen finden ohne Zweifel in ihrer Behausung Stoffe beiderlei Charakters, wenn nicht überwiegend die ersteren vor.

Sollte es nicht möglich sein, daß rein durch den verschiedenartigen Aufenthaltsort der Gregarinen das in ihnen aufgehäufte Körnermaterial, dessen Zweck noch ein dunkler ist, eine etwas verschiedene Zusammensetzung erhält; oder sollte es nicht denkbar sein, daß die Körner weniger einen einheitlichen chemischen Körper als vielmehr ein Gemisch darstellten?

Wie dem auch sein möge, so soll der von BÜTSCHLI glücklich gewählte Name „Paraglykogen“ für jene Körner doch beibehalten werden. — Dem schon früher Bekannten hatte BRASS<sup>1)</sup> und später BÜTSCHLI hinzugefügt, daß die Körner in kochendem Wasser gelöst werden, indem sie vorher quellen. Durch Speichel nicht sicher, dagegen durch verdünnte Schwefelsäure werden sie in reduzierenden Zucker überführt (*Zeitschr. f. Biolog.* p. 620). Ich hatte früher noch bei *Stylorhynchus*, *Clepsidrina* u. a. (Seegregar. l. c. p. 583 und 584) ihre Löslichkeit in 10-prozentiger Kochsalzsolution angegeben, was BÜTSCHLI entgangen zu sein scheint, trotzdem es für die Natur dieser Substanz doch nicht ohne jegliche Bedeutung sein dürfte. Zwar kann ich nach den Befunden BÜTSCHLI's die Ansicht, daß sie eiweißartig sei, nicht mehr in

---

1) Die Organisation der tierischen Zelle (2 Teile, 1884) von ARNOLD BRASS.

dem Sinne wie früher aufrecht erhalten. Doch schließen jene Befunde nicht aus, daß die Körner außer dem Paraglykogen noch einen anderen Stoff enthielten, oder daß ihre Mischungsverhältnisse bei allen Gregarinen nicht konstante wären.

Im nachfolgenden werde ich nun meine Erfahrungen über die Körner mitteilen, welche früher schon bei *Clepsidrina polymorpha* gewonnen und sodann bei unserer *Gr. statirae* bestätigt und erweitert wurden.

Die Jod-Schwefelsäure-Reaktion ließ sich gut ausführen, wenn erst mit ca. 30-prozentiger Säure behandelt wurde, der unmittelbar eine dünne Jodlösung folgte, welche etwa die sog. Madeira-Farbe hatte. Bei jüngeren Individuen, wo erst wenige und kleinere Körner vorhanden waren, trat sie gewöhnlich nicht unmittelbar ein, sondern erst beim Erwärmen, wobei die Körner aufquollen und glasig wurden.

Ging ich von dieser Normalschwefelsäure, wie ich sie bezeichnen möchte, nach unten indem sie auf etwa 20 % verdünnt wurde, so wichen die Körner bei der Quellung des Protocollagens auseinander und fingen an, sich langsam zu lösen, wobei sie vorher ein wenig quollen. Wurde mittlerweile die obige Jodtinktur hinzugesetzt, so trat wie oben ebenfalls eine schöne Violett-färbung ein.

Wurde jetzt die Schwefelsäure auf etwa 10 bis 12 % gebracht, wobei, wie wir sahen, keine Quellung des Protocollagens mehr deutlich wird, so ist die Jodreaktion keine sichere mehr und eine Veränderung der Körner findet sehr langsam statt, wie ja auch die Cuticula noch lange restiert.

Wenn nunmehr von diesem Minimum zu einem Maximum der Schwefelsäure überggesprungen wird, indem man eine solche in halbverdünntem bis konzentriertem Zustand anwendet, so werden die Körner schnell gelöst, und man kann an ihnen selbst die Jodreaktion nachweisen. Der ganze Zellinhalt färbt sich vielmehr diffus rotviolett, ein Beweis, daß das Paraglykogen, wie ja schon BÜTSCHLI fand, zwar gelöst, aber nicht auch sofort chemisch verändert wird, was, wie unten zu zeigen, unter anderen Umständen der Fall ist.

Ein bei weitem nicht so sicheres Resultat wurde erhalten, wenn die Versuchsordnung geändert und erst mit Jod und dann mit Schwefelsäure behandelt wurde. Die Jodlösung war wie oben eine dünne und rief jedesmal die braune bis braunviolette Farbe hervor. Setzte ich nun bei *G. statirae* starke, etwa 50-prozentige

Säure hinzu, so geschah in der Regel nichts. Die Körner quollen weder, noch wurden sie gelöst, was doch sofort eintritt, wenn man von vornherein starke Schwefelsäure anwendet. Dann, oft erst nach Minuten, machte sich die Quellung bemerkbar, welcher eine Auflösung nachfolgte, ohne daß gewöhnlich die Farbenveränderung sichtbar wurde. So erkläre ich mir auch meinen früheren Mißerfolg, wenigstens soweit er sich auf *Clepsidrina* bezieht, denn ich hatte stets die Behandlung mit Jod vorangehen lassen. Als ich daher nach BÜTSCHLI's Entgegnung bei *Clepsidrina* den Versuch wiederholte, sah ich die Reaktion ohne weiteres bei Schwefelsäure und Jod, dagegen seltener und unreiner in umgekehrter Anordnung. Es kann daher wohl kaum zweifelhaft bleiben, daß die Struktur der Körner durch die Jodeinwirkung eine gewisse Veränderung erfährt; denn für gewöhnlich lösen sie sich in starker Schwefelsäure schnell auf, während dies nach vorhergehender Jodbehandlung bedeutend langsamer geschieht. Daß auch die Essigsäure, welche scheinbar keine Veränderung der Körner hervorruft, dies doch thut, wird weiter unten noch zu zeigen sein.

Wie die durch Jod hervorgerufene Veränderung nicht zu unterschätzen ist, lehrt ein anderer Umstand. Zerdrückt man nämlich eine (große) Gregarine, so daß die Körner frei werden, und läßt man sodann Jod hinzutreten, so bleibt die Reaktion nicht bei der bekannten Braunviolett-färbung bestehen, sondern die Körner quollen sofort — also ohne Beihilfe von Säure — auf und nehmen eine schön weinrote Farbe an. Warum diese Veränderung nicht schon innerhalb des Gregarinenkörpers bemerkbar wird, bleibt noch unklar. Daß aber die Isolierung der Körner von Einfluß auf das Zustandekommen der Reaktion ist, hebt schon BÜTSCHLI hervor (Zeitschr. f. Biolog. p. 605), und ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß unter solchen Umständen auch die Zufügung von Schwefelsäure die Reaktion zustande kommen läßt. Möglicherweise hat diese Säure keinen anderen Zweck, als eine Quellung zu bewirken, und wo diese außerhalb der Gregarinen an den Körnern durch Jod von selbst eintritt, hat die Säure vielleicht nur noch eine fördernde Bedeutung <sup>1)</sup>).

Es ist bereits oben gesagt worden, daß Jod schon für sich allein eine braunrote bis braunviolette, etwa pflaumenfarbige Veränderung innerhalb der Zelle verursacht. Besonders schön ist sie bei großen Individuen zu sehen, welche von den Körnern ganz

1) Vergleiche hierüber BÜTSCHLI, Protozoa III, l. c. p. 1471.

vollgepropft sind. — Wird nun eine solche Gregarine erst mit Essigsäure behandelt, wobei eine so starke Gerinnung im Plasma eintritt, daß die Körner kaum noch zu unterscheiden sind, so bleibt nun — wenigstens bei *Gr. statirae* — der violette Farbenton aus und es restiert ein mehr rotbrauner, wie er dem Glykogen eigen ist. Hat man ferner die Körner vorher herausgequetscht und läßt der Jodeinwirkung eine solche mit Essigsäure vorangehen, so bleibt jetzt die Quellung und Violettfärbung ebenfalls aus. Daraus ist zu ersehen, wie auch Essigsäure, nicht ohne Einfluß auf die Paraglykogenkörner ist; denn vermutlich verhindert sie im Gegensatz zu den Mineralsäuren die Quellung. Es ist hierbei sogar die Gegenwart jener Säure nicht mehr erforderlich, denn man kann sie, ohne Aenderung des Resultates zu verursachen, mit Wasser auswaschen. Auch andere Substanzen, die so harmlos erscheinen, gesellen sich ihr zu. Man kann nämlich eine Gregarine erst einer Behandlung mit Sublimatlösung unterziehen und darauf dieses durch Alkohol und Wasser entfernen. Fügt man endlich Jod hinzu, so vermißt man hier nicht minder wie oben eine Quellung und eine Violettfärbung. Diese ist vielmehr durchaus rotbraun und nicht einmal braunrot.

Die Essigsäure hat noch eine andere Wirkung. Ist nämlich die Quellung im Plasma eingetreten, wobei die Cuticula einreißend sich wieder zusammenzieht, so drängt sie einen Teil der Körner heraus. Diese erscheinen lebhaft, fast wie Fett glänzend, etwas runzelig und bei auffallendem Licht deutlich gelblich und wenig durchscheinend. Läßt man im weiteren Verlauf das Präparat in der feuchten Kammer ca. 24 Stunden liegen, so wird man die Körner nicht mehr so glänzend, sondern vielmehr etwas getrübt finden, was bei auffallendem Licht einer weißeren Farbe entspricht, als sie ursprünglich hatten.

Auf diese Erscheinungen hin möchte man auf die Idee kommen, daß die Gregarinenkörner ein organisches, vielleicht eiweißartiges Stroma oder eine Grundsubstanz besitzen, welcher erst das Paraglykogen eingelagert ist. Allerdings ist es noch nicht geglückt, ein solches Stroma nachzuweisen und zu isolieren, da es im allgemeinen dieselben Löslichkeitseigenschaften wie jener Stoff zu haben scheint<sup>1)</sup>. Möglich ist es auch, daß es nur ein Vorstadium oder ein Übergangsprodukt zum Paraglykogen sei.

---

1) Abweichend ist die Löslichkeit vielleicht in 10 % Salzlösung.

Wenn man aber daran denkt, daß so vielen Konkretionen eine Grundsubstanz zu Grunde liegt, z. B. den Stärkekörnern, den Körnern der sog. Molluskenleber, den Kalkkörpern des nämlichen Organes und anderer Organismen, so würde hier in der Annahme einer solchen Substanz nicht nur nichts Sonderbares, sondern sogar etwas Wahrscheinliches liegen.

Während die Paraglykogenkörner durch Essigsäure doch nur wenig verändert werden und in Schwefelsäure zuvörderst auch nur eine Lösung erfahren, so tritt mit Salpetersäure der Fall ein, daß sie chemisch verwandelt werden.

Behandelt man die *Gr. statirae* mit starker Salpetersäure, wobei, wie wir schon wissen, Schrumpfung des Plasmas erfolgt, so bleiben die Körner zunächst ungelöst und anscheinend unbeeinflusst, was sich auch nicht ändert, wenn sich mittlerweile das Plasma wieder ausdehnt. Erst wenn man etwas Wasser hinzufügt, so daß eine neue Schrumpfung des Ganzen erfolgt, verschwinden die Körner sehr schnell dem Blick. Sie verhalten sich mithin ähnlich wie ein Eiweißkörper, der ja starken Säuren auch mehr als weniger starken widersteht. Eine Quellung findet hier nicht statt, ein Umstand, welcher es erklärlich zu machen scheint, daß bei Einwirkung von Jod und nachfolgender Salpetersäure eine Violettfärbung ausbleibt. Haben sich ferner freigewordene Körner mit Jod unter leichter Quellung rotviolett verfärbt, so verschwindet diese Farbe sofort, sobald Salpetersäure hinzugefügt wird, wobei ferner die Körner aufgelöst werden. Innerhalb des Gregarinenkörpers kommt es gar nicht erst, wie schon bekannt, zur violetten Reaktion und Quellung, sondern die mehr braunvioletten Körper verlieren sofort ihre Farbe, sobald sie mit der Salpetersäure in Berührung kommen, um darauf selbst zu verschwinden. Zwischen beiden Erscheinungen bleiben die Körner aber doch einen Augenblick in ihrer Gestalt sichtbar, woraus der Schluß zu ziehen ist, daß sie durch jene Säure chemisch verändert werden, wobei sie die Reaktion verlieren, um dann ganz in Lösung zu gehen. Das Jod scheidet sich gleichzeitig in Form kleiner Kristalle aus.

Ganz besonders interessant erweist sich eine Kombination von Essigsäure, Jod und Salpetersäure, deren Folgen wieder zu zeigen geeignet sind, wie die Essigsäure bestimmend auf die Körner wirkt.

Essigsäure und Jod geben keine charakteristische Reaktion, Jod und Salpetersäure ebensowenig, worauf schon hingewiesen ist.



Wartet man aber nach Einwirkung und Auswaschen von Essigsäure ab, bis hinzugefügtes Jod eine lebhafte mahagonibraune Farbe erzeugt, so kann man jetzt bei Zugabe von Salpetersäure eine Reaktion eintreten sehen, welche derjenigen mit Jod und Schwefelsäure erhaltenen sehr nahe kommt. Nur fällt jene Quellung ganz aus und es tritt an deren Stelle allmähliche Lösung der Körner, worauf sich der gesamte Inhalt des Deutomerits prachtvoll lila oder violettrosa färbt. Die Essigsäure bewirkt mithin, daß die Körner durch die Salpetersäure nicht so schnell chemisch umgeändert werden, ohne die Lösung freilich verhindern zu können. Ferner können wir konstatieren, daß die Körner nicht nur in gequollenem Zustande, sondern auch in salpetersaurer Lösung die richtige Jodreaktion geben. Von Dauer ist diese allerdings nicht und mit einer Quellung im Plasma vollzieht sich ein gänzlich Verblassen der Masse, ein Beweis, daß nun die chemische Umwandlung vor sich geht.

Das nun entstandene salpetersaure Paraglykogen, um es so zu bezeichnen, ist hier eine fast hyaline Flüssigkeit; bei einer anderen Gregarine wird sich aber nachweisen lassen, daß es auch in Form eines feinkörnigen Niederschlags auftreten kann.

Da, wie bereits dargelegt, der Sitz der Paraglycogenkörner hauptsächlich das Deutomerit ist, so vollziehen sich hier all die beschriebenen Erscheinungen am schönsten. Doch auch im Proto-merit sind sie zu konstatieren, soweit es Paraglycogenkörner besitzt, und nur das Epimerit zeigt mit Jod etc. eine einfache Gelbfärbung, da es dieser Körner völlig entbehrt.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß sich die Gregarinen organischen wie Mineralsäuren gegenüber übereinstimmend verhalten. Anders gestaltet sich die Sachlage jedoch bei Benutzung von Alkalien, wie ich bereits früher betont hatte (Seegregarinen l. c. p. 583).

Neuerdings wandte ich sowohl bei Clepsidrina wie bei Gr. statirae nur Natronlauge, jedoch in zweierlei Graden an. — Nimmt man zuerst starke Natronlauge, so quellen die Körner stark auf, um sich darauf ziemlich langsam zu lösen. Auch in verdünnter Lauge tritt das erstere ein, ohne jedoch das letztere zu veranlassen. Erst nach längerem Warten oder beim Erhitzen verschwinden die Körner, während die Cuticula noch unzerstört bleibt. Meine frühere Angabe von der Unlöslichkeit mancher Körnersorten in Kalilauge oder Ammoniak wird sich daher wohl

dahin korrigieren lassen, daß dies keine absolute Unlöslichkeit sei, und daß sie vermutlich beim Erwärmen ebenfalls aufhöre.

Schon BÜTSCHLI (Zeitschr. f. Biolog. p. 607) hat die Lösung der Paraglykogenkörner in Speichel bei ca. 40° konstatiert, eine Angabe, die wir bestätigen können. Bereits nach etwa 2 Stunden läßt sich diese Wirkung erkennen. Fügt man jetzt Jod hinzu, so sieht man eine schöne violette Reaktion eintreten, ein Beweis, daß die Überführung der Körner in Zucker noch nicht erfolgt ist, und daß wir es mit einer Paraglykogenlösung zu thun haben. Nach 24 Stunden pflegt jedoch dieser Körper völlig verschwunden zu sein, denn eine nunmehrige Prüfung mit Jod ergibt ein negatives Resultat.

BÜTSCHLI fand nach Digestion der Körner mit Speichel keinen reduzierenden Zucker, dagegen wohl nach Kochen ihrer wässrigen Lösung mit verdünnter Schwefelsäure. Ich kann nun den weiteren Nachweis bringen, daß das Speichelprodukt, mit Schwefelsäure behandelt, Zucker ergibt.

Dieser Nachweis ist ein mikrochemischer. — Es wurden zu dem Behufe mehrere große Gregarinen aus dem Darm isoliert und mit Wasser wiederholt gewaschen. Mit zuckerfreiem Speichel wurden sie 24 Stunden lang bei ca. 42° C digeriert, was auf dem Objektträger geschah. Da völlige Lösung erfolgt war, wurde starke (50 %) Schwefelsäure hinzugesetzt und vorsichtig bis zum Kochen erhitzt. Es trat innerhalb der Gregarinenleiber eine lebhafte wein- bis rosenrote Färbung auf, die unzweifelhaft auf Zucker bei Gegenwart von Eiweiß hindeutet. Als Vergleichsversuch behandelte ich den Darminhalt der Statira in derselben Weise mit Schwefelsäure: auch hier dieselbe Farbenerscheinung, der Nachweis des Zuckers im Darm. Mehrere frische Gregarinen jedoch, mit Wasser gewaschen und ausgezogen, ließen die rote Reaktion nicht entstehen, woraus zu ersehen ist, daß die Körner durch die Schwefelsäure noch nicht in Zucker verwandelt waren. Vielleicht würde auch dies nach längerer Einwirkung nachweisbar sein, worüber mir aber die Erfahrungen fehlen.

Bei Gelegenheit der Besprechung der Cuticula war schon ihre Verdaubarkeit durch das tryptische Enzym an der Hand eines Versuchs erläutert worden. Wie sich nun die Körner hierbei verhalten, konnte ich nicht genau ermitteln und muß mich mit der Andeutung begnügen, daß nach 24-stündiger Digestion jedenfalls noch welche davon vorhanden waren. Schließt dies auch ihre Verdaubarkeit nicht gerade aus, so wird diese wohl ihre

Lösung zur Vorbedingung haben, und diese scheint im fast neutralen Darmsafte nicht oder nur sehr langsam stattzuhaben.

Werden Gregarinen, welche im Darmsafte ihres Wirtes schwimmen, unmittelbar mit Speichel digeriert, ohne isoliert und gewaschen zu sein, so ist das Resultat ein etwas verschiedeneres, als wenn dies letztere geschieht. Die Körner werden freilich unter beiden Umständen zerstört; doch schien es mir, als ob es im ersten Fall etwas schneller von staten ging. Darauf sei nun weniger Gewicht gelegt. Der übrige Zellinhalt jedoch ließ einige Differenzen erkennen, denn bei Gegenwart des tryptischen Darmenzym verschwand ein großer Teil der feinkörnigen Substanzen, so daß nur das aus Alveolin bestehende Maschenwerk und einige Fetttröpfchen zurückblieben. Das erstere wird mithin, um dies seinen schon bekannten Eigenschaften noch hinzuzufügen, weder durch das diastatische noch durch das tryptische Ferment zerstört, ein Hinweis, daß es weder ein echter Eiweißkörper noch Kohlehydrat sei und dem sich ähnlich verhaltenden Nuclein auch in dieser Richtung näher steht. Den Gegensatz hierzu bildet das im Speichel und Trypsin verschwindende Paralveolin, das also mehr Verwandtschaft zu den Kohlehydraten aufweist, während der Rest des Koagulum aus eigentlichen Albuminstoffen besteht, die nicht durch Speichel, dagegen wohl durch Trypsin umgewandelt werden.

Bereits mehrfach war einer hypothetischen Substanz, des Anti-Enzyms, gedacht worden. Wenngleich nun diese ihren Sitz vornehmlich in der Cuticula haben muß, wie wir schon sahen, so kann sie in dieser kaum entstehen, sondern muß vielmehr ein Produkt des lebenden Plasmas sein. Nahe würde es liegen, das Anti-Enzym im Ektoplasma entstehen zu lassen. Da wir aber sahen, daß unsere *Gr. statirae* wie auch manche andere Gregarine gar kein differenziertes Plasma dieses Namens besitzt, so wird es richtiger sein, Substanz im gesamten Plasma zu suchen. Diese muß, wie wir unsere ferner sahen, unverdaubar sein; und da sich das (notabene *to te*) Alveolin als unverdaubar erweist, so liegt der Gedanke doch gewiß nahe, beide Körper zu identifizieren und das Anti-Enzym gewissermaßen als lebendes Alveolin anzusehen. Gern gebe ich zu, daß dies keineswegs irgendwie bewiesen ist; doch würde damit die Hypothese des Anti-Enzyms eine weitere Stütze erhalten und dieser Stoff selbst den mystischen Schleier abstreifen, der ihn bisher verhüllte. Manches würde auch für, manches gegen diese Annahme sprechen. Bei den Infusorien existiert, wie bekannt,

in weiterer Verbreitung eine ektoplasmatistische Alveolenschicht, welcher man zunächst die Bedeutung eines mechanischen Schutzapparates zuschreiben sollte. Wäre es nun nicht möglich, daß sie auch einen chemischen Schutz gewährt? Alle die mehr oder weniger nackten wasserbewohnenden Tiere, vornehmlich also die Protozoen, müssen doch einen Schutz gegen die chemische Einwirkung des Wassers besitzen, in dem sie leben, gegen die Salze, die darin gelöst sind u. s. w. Und da sie gemeinhin, man sehe eine Amöbe an, einer Cuticula oder sonstigen festen, membranösen Hülle entbehren, so wäre es meiner Meinung nach nicht zu gewagt, in der ektoplasmatistischen Corticalschicht einen Stoff zu suchen, welcher gleich dem Anti-Enzym in chemischer Weise den schädigenden Einfluß des umgebenden Mediums aufhebt. Diese Corticalschicht erfährt zwar nur bei den so fein organisierten Infusorien eine morphologisch nachweisbare Ausbildung, denen sich übrigens noch meine *Salinella* anschließt, dürfte aber wohl unter dem Namen der „Kittsubstanz“ eine weiter verbreitete Eigentümlichkeit der Zellen im allgemeinen sein.

Gegen die Annahme der Identität des Anti-Enzyms mit dem Alveolin würde sprechen, daß dies gerade bei den Gregarinen im Centrum resp. um den Kern herum dichter angesammelt ist (Fig. 11, 19). Bei *Gr. cionae* fand ich es jedoch gleichmäßig verteilt (Seegregarinen, Taf. 25, Fig. 19). Auch ist es nicht unwahrscheinlich, daß der Kern der Gregarinen von einer anders organisierten Substanz hofartig umgeben ist, wie dies bei *Callyntrochlamys* und *Gr. salpae* angegeben ist (Seegregarinen, Taf. 25, Fig. 13, 15; Taf. 26, Fig. 38). Ferner ließe sich annehmen, daß die Bildungsstätte des Anti-Enzyms vielleicht im Innern des Plasmas in der Nähe seines physiologischen Mittelpunktes, des Kernes, zu suchen ist, von wo es radienartig ausstrahle.

Noch einmal haben wir auf die Paraglykogenkörner zurückzukommen und nach ihrer Bedeutung zu fragen. — Bei der *Gr. statirae* sind sie ziemlich grob, von fettartigem Aussehen und bei auffallendem Licht von gelblicher Farbe, während eine größere Gregarine bei durchfallendem Licht fast schwarz erscheint (Fig. 1, 4, 7, 9), eine Farbe, die offenbar von dem starken Glanze und der dichten Anhäufung der Körner herrührt. Das erstere einerseits, sowie eine gewisse Trübung ihrer Substanz, wodurch sie sich von Fettkörnchen unterscheiden, ist daran schuld, daß ihre Masse nur wenig durchscheinend ist, weshalb der Kern bei einem größeren Exemplar (Fig. 4) durchschimmert oder gänzlich ver-

schwindet (Fig. 7, 9). Stellt man den Rand der Körner — also im optischen Durchschnitt — scharf ein, so erscheint dieser dick und dunkel, das Centrum äußerst hell. Wenn man aber den Tubus hebt und senkt, so wird letzteres schwarz, die nächste Schicht dunkelgelb und der Rand hellgelb. Ihre Gestalt ist eine annähernd kugelige, die Oberfläche aber stark runzelig (Fig. 15).

Die Größe der Körner ist eine recht konstante sowohl im Proto- wie im Deutomerit, sowohl bei größeren, wie auch bei jüngeren Individuen. Nur ganz junge Tierchen, wo die Körner gerade erst erscheinen, dürften kleinere haben. Wie die Bildung derselben aber vor sich geht, steht noch nicht fest; vermutlich sind jedoch die jüngsten Körner am kleinsten und wachsen durch Intussusception. Es ist schon oben erwähnt worden, daß, ehe eine Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit existiert, die Körner sehr spärlich sind und sich vom Fett kaum unterscheiden lassen (Fig. 8). Sie vermehren sich jedoch während des Cephalontenstadium stetig (Fig. 12) und werden bei konjugierten Tieren nie vermißt (Fig. 3 etc.).

Wenngleich bei der *Gr. statirae* wie bei anderen Gregarinen die Anordnung der Körner eine mehr centrale ist, so entstehen sie zuerst doch isoliert voneinander (Fig. 12), oder sie bilden, was nicht selten ist, weiterhin im Deutomerit unregelmäßig verteilte kompaktere Klumpen, zwischen denen sich lichtere Stellen mit isolierter liegenden Körnern zeigen (Fig. 2). Eine centrale Anhäufung besteht dann nicht mehr. Ähnlich ist es auch im Protomerit, wo die Körner von Anfang an isolierter und durch den Raum verteilt liegen, untermischt mit ähnlich aussehenden Fettkügelchen (Fig. 12), um sich später nach dem hinteren Teil des Protomerits zurückzuziehen (Fig. 2, 7, 9, 10), wo sie erst ganz so gedrängt aneinander geschoben werden (Fig. 1, 4, 10), wie dies bei reiferen Individuen im Deutomerit gewöhnlich der Fall ist (Fig. 1, 4, 7, 9). Die Konjugation erfolgt in der Regel erst, wenn die Tiere schon eine namhaftere Größe erreicht haben und das Paraglykogen in Masse vorhanden ist (Fig. 2). Ausnahmen kommen jedoch gar nicht selten vor, indem sich kleine und helle Individuen konjugieren (Fig. 3).

Die Bedeutung <sup>1)</sup> und der Zweck des Paraglykogens ist ein durchaus unklarer, weshalb wir uns darauf beschränken müssen,

---

1) Siehe Notiz über eine im Darmkanal von *Balanus improvisus* etc. lebende Gregarine von BERNHARD SOLENN und später

sie mit R. LEUCKART als aufgestapelte Reservenahrung zu betrachten. Zwar hob BÜTSCHLI (Protozoa I, p. 517) hervor, daß bis jetzt nicht recht abzusehen ist, wann dieser Nahrungsvorrat zur Verwendung kommen soll. „Wir wissen wenigstens“, so fuhr er fort, „daß zahlreiche Gregariniden die Hauptmenge der Körner bei der Fortpflanzung ganz unverbraucht zurücklassen“, weshalb jene Auffassung nur in beschränktem Sinne zulässig sei. Später hat jedoch jener Autor seine Meinung nicht unwesentlich geändert (Zeitschr. f. Biolog. p. 610 und 611) und hält die physiologische Rolle der Körner für „jedenfalls identisch mit der der Amylon- oder Paramylon-Einlagerungen“ der Flagellaten. Denn wenn auch das Paraglykogen bei der Fortpflanzung der Gregarinen gewöhnlich nur zum kleinen Teil verbraucht werde, so biete ja die Fortpflanzung bei zahlreichen Metazoen ganz Entsprechendes, „denn auch hier geht . . . . dabei . . . . häufig der größte Teil des Körpermaterials nutzlos zu Grunde und nur ein kleiner Teil lebt in den Nachkommen weiter“.

Damit dürfte BÜTSCHLI das Richtige getroffen haben.

Ich hatte bereits früher (Seegreg., p. 582) als Argument gegen die jetzt verlassene Amyloidnatur der Körner geschlossen, daß sie bei dem Stoffwechsel der Gregarinen von großer Bedeutung seien, „was sich auch schon darin äußert, daß sie wie bei der *Aggregata portunidarum* zur Bildung der sichelförmigen Keime völlig aufgebraucht werden.“ Ich sah sie, worin BÜTSCHLI jetzt mit mir übereinstimmt, nicht als unbrauchbares, sondern unter gewissen Umständen als unverbrauchtes Material an. — Für den Stoffwechsel der Gregarinen scheinen die Körner jedoch keinen unmittelbaren Wert zu haben, und sie dienen nicht unzweifelhaft als Aushilfe während Nahrungsmangels<sup>1)</sup>. Um dies zu bestimmen, ließ ich einige Statirakäfer hungern und untersuchte dann den Darminhalt, als sie am Sterben waren. Würde das Paraglykogen ein gewöhnlicher Reservestoff sein, so könnte man erwarten, ihn während des Hungerns verbraucht zu sehen, etwa wie ein höheres Tier sein Fett aufzehrt. Dies geschah nun nicht; denn entweder fehlten die Gregarinen ganz, sei es, daß sie schon gestorben oder auch ausgewandert waren, oder sie erwiesen sich noch unverändert und mit den Körnern normal erfüllt.

---

1) B. SOLENN l. c. kommt jedoch zu einem anderen Resultat, worauf später noch einzugehen ist.



Dies Resultat macht daher die Bedeutung des Paraglykogens als eines bei der Fortpflanzung zur Verwendung kommenden Reservestoffes am wahrscheinlichsten, wie man ihn ja auch nach der Encystierung ganz oder teilweise verschwinden sieht. Das Paraglykogen wird also entweder gelöst oder chemisch verändert, vielleicht in Zucker übergeführt, wozu aber ein Lösungsmittel oder ein Ferment erforderlich ist, welches entweder in der freien Gregarine noch nicht existiert oder nicht zur Wirkung gelangt. Mir scheint nun aber eine einfache Auflösung des Paraglykogens nicht genügend zu sein, denn um zweckentsprechend zu sein, muß es doch weiter umgewandelt werden, so etwa, wie es durch Speichel oder durch heiße Schwefelsäure chemisch verändert wird. Da die Annahme einer freien Säure innerhalb der Gregarinen jedoch auf große Schwierigkeiten stoßen würde, und da eine solche, wie aus den Experimenten BÜTSCHLI's hervorgeht, doch erst nach längerem Kochen ihren Zweck erfüllt, so bleibt wohl nichts anderes übrig, als das Vorhandensein eines diastatischen Ferments in der Gregarine anzunehmen.

Für gewöhnlich ist man freilich der Ansicht, daß mund- und darmlose, sich von außen ernährende Schmarotzer keine Verdauung vollziehen und keiner Fermente hierzu bedürfen; man denke bloß an die Cestoden, Opalinen, Gregarinen und manche Amöben. Mit obigen Schlußfolgerungen muß aber wohl die Allgemeingiltigkeit obiger Annahme erschüttert sein. Ob nun das diastatische Ferment schon in der freilebenden, d. h. nicht encystierten Gregarine existiere, bedarf noch der Erwägung. Offenbar werden die Paraglykogenkörner normalerweise während des Lebens der Gregarine nicht angegriffen, wie sie auch, so scheint es doch, bei Nahrungsmangel nicht resorbiert werden. Danach sollte man auf das Fehlen jenes Fermentes schließen können. Ein Versuch, den ich zu diesem Zwecke anstellte, gab kein sicheres Resultat. Es wurden nämlich einige Gregarinen, nachdem sie gewaschen waren, auf dem Objektträger mit wenig Wasser in der feuchten Kammer digeriert. Nach 24 Stunden waren zwar ihre Körper stark zersetzt, doch war bei der herrschenden Wärme von ca. 32° C (im Zimmer) Fäulnis eingetreten, welcher die Paraglykogenkörner nicht widerstehen können dürften.

Dennoch aber könnte jenes Ferment oder eine Vorstufe vorhanden sein<sup>1)</sup>, so daß es erst nach der Encystierung in Aktion

---

1) Hierfür würde die Beobachtung SOLENN's sprechen.

tritt. Die Körner liegen innerhalb des Maschenwerkes, umgeben von Alveolin; und da wir dies schon einmal für antienzymatisch ansprachen, so wäre es nicht undenkbar, daß es im Innern des Gregarinenkörpers als antidiastatisches Ferment (Antiptialin) fungiert und die Wirkung des diastatischen paralyisiert. Wenn dann weiterhin eine Encystierung der Gregarinen eintritt, wobei sich eine sehr dicke und kräftige Cystenhülle bildet, so ist ein Anti-enzym kaum noch erforderlich und verschwindet möglicherweise völlig. Damit kann auch das Antiptialin wegfallen, das diastatische Ferment wird frei und verwandelt endlich das Paraglykogen so, wie es der Haushalt der Gregarinen erfordert.

Der Kern der *Gr. statira*, dem wir uns jetzt zuwenden, wird unser Interesse namentlich deswegen erregen, als seine Beziehung zum Alveolin zu prüfen ist.

Bei den meisten Gregarinen hat der Nucleus keine ganz bestimmte Lage, da er oft innerhalb des Deutomerits wandert. Dennoch giebt es für ihn einige Regeln, wenn zwischen Cephalonten und Sporonten unterschieden wird. Die ersteren nämlich, sowie die jüngsten noch freien Individuen haben es nicht nötig, sich zu bewegen; ihr Plasma strömt kaum und der Nucleus liegt daher fast in der Mitte des Deutomerits (Fig. 8, 12, 13). Doch auch bei den freischwimmenden Syzygien der *Gr. statirae* ist seine Lage keine ganz unbestimmte, denn meist sieht man ihn in der Längsachse und mehr in der hinteren Hälfte des Deutomerits (Fig. 1, 3). Ferner darf nicht unerwähnt bleiben, daß diese Gregarine keine lebhaften Plasmaströmungen ausführt, weshalb der Kern nur wenig aus seiner Lage verrückt wird. Es sind besonders die großen Syzygien, welche sich durch Trägheit auszeichnen.

Ganz unabhängig von dem Alterszustand unserer Gregarine stellt der Nucleus immer ein kugeliges wasserklares Bläschen dar, in dessen Centrum ein gleichfalls ziemlich kugelig Körper schwebt, den wir als Morulit bezeichnen wollen (Fig. 5, 8, 12, 13). Auch bei den anderen Gregarinen ist der Bau des Kernes ein „exquisit bläschenförmiger“ (Protozoa I, p. 523), dessen Inhalt aus einer hellen, sonder Zweifel mehr oder minder flüssigen Masse besteht, die bei der Betrachtung im lebenden Zustand keine weiteren Strukturverhältnisse wahrnehmen läßt“. Es kann nun der Gregarinenkern scheinbar nichts weiter enthalten; meist aber führt er einen oder öfter mehrere Binnenkörper oder Nucleoli. So hatte ich es auch bei mehreren Seegregarinen gefun-

den, z. B. bei *Callyntrochlamys*, *Gr. portuni*, *Aggregata portunidarum* u. s. w., wo in der Regel mehrere Nucleoli vorhanden sind. Die Einzahl des Nucleolus hingegen scheint seltener zu sein und beschränkt sich mehr auf Jugendstadien, z. B. bei *Gr. cionae*, *Gr. bonelliae* etc. — Hier, bei *Gr. statirae* also, ist immer nur ein Kernkörper zu entdecken. Dazu kommt ein weiterer Unterschied, der im Bau dieses Gebildes liegt. Während nämlich nach BÜTSCHLI die Nukleolen aus einer ziemlich stark lichtbrechenden, meist homogen und dicht erscheinenden Masse bestehen, was ich bestätigen kann, so erscheint unser Körperchen eigentümlich trübe glänzend mit einem schwach gelblichen Schimmer und dabei an der Oberfläche rauh und warzig-runzelig<sup>1)</sup>, geradeso wie es vielen anderen Protozoen und besonders Rhizopoden (Amöben) eigentümlich ist, weshalb es zumeist maulbeerförmig genannt wird. Sein so häufiges und übereinstimmendes Auftreten läßt es wünschenswert erscheinen, diesen Körper von den übrigen anders gestalteten Kerneinschlüssen abzusondern und ihm als „Maulbeer-kernkörper“ oder kürzer „Morulit“ eine bestimmtere Stellung zu geben. In seinen Reaktionen verhält er sich an allen Orten ähnlich wie Nuklein, wie nachfolgende Angaben zu zeigen bestimmt sind.

Bei Behandlung mit konz. Essigsäure entsteht in dem vorher ganz homogenen Kern ein zartes, feines und ziemlich weitmaschiges Netzwerk, während das Morulit nur wenig beeinflusst wird, indem es jetzt noch trüber und daher etwas weniger glänzend als früher erscheint. Der übrige Kerninhalt bleibt klar wie eine homogene Flüssigkeit, wie auch die Gestalt des Kernes und seines Morulits kaum affiziert wird, alles Erscheinungen, die man noch nach ca. 24-stündiger Einwirkung der Säure konstatieren kann. Es ist also wohl der ganze Besitz des Kernes an Nukleinen im Morulit konzentriert, und nur wenige dünne Stränge vermitteln gewissermaßen den Verkehr dieser Substanz mit der Außenwelt, während das übrige aus Kernsaft etc. besteht, der von einer deutlichen Kernmembran umhüllt ist, wie sogleich zu sehen sein wird.

In starker Salpetersäure erweist sich das Morulit nicht als resistent, denn es verschwindet mit der Zeit, d. h. nicht sofort, gänzlich und läßt nur jenes Netzwerk etc. zurück, während der

---

1) Ich würde den Volksausdruck „schrumpelig“ dafür anwenden, wenn er allgemein gebräuchlich wäre.

Kern wie auch bei Behandlung mit Essigsäure meist prall bleibt ein Resultat, das noch besser zu Tage tritt, wenn eine Jodbehandlung vorangegangen ist. Dann sieht man auch sehr schön, wie die Membran sich abhebt und sogar einen doppelten Umriß (Kon-  
tur) zeigt (Fig. 14).

Dieser Versuch lehrt uns nun, daß weder diese Membran noch jenes Netzwerk echtes Nuklein und identisch mit dem des Morulits sein können, eine Deutung, auf welche deswegen einiges Gewicht zu legen ist, als oft auch die Kernmembran für Nuklein angesehen wird. Sie scheint vielmehr eine gewisse Übereinstimmung mit dem gleichen Gebilde der ciliaten Infusorien aufzuweisen (Protozoa III, p. 1505 ff.) und besteht jedenfalls nicht aus Chitin (STEIN) oder Cellulose (C. BRANDT). An jenem Orte fand BÜTSCHLI ihre Löslichkeit in Wasser oder verdünnter Essigsäure, was mir aber bei den Gregarinen noch zweifelhaft ist, da sie sich z. B. in dem so wässerigen Speichel gut hält. Stellt man nämlich, um dies schon jetzt zu bringen, eine Digestion mit Speichel und Darmsaft bei ca. 42° C während 24 Stunden ein, so bleibt auch jetzt die Gestalt des Kernes gut erhalten und seine zarte Membran deutlich sichtbar (Fig. 6). Stark verändert ist nur das Morulit, sei es durch das diastatische, sei es durch das tryptische Ferment, welches nicht ausgeschlossen war, so daß es zwar noch ebenso groß wie früher erscheint, dabei aber prall, glatt und homogen aussieht und in der Mitte eine Höhlung oder vielleicht einen anderen Körper birgt. Es liegt hier somit eine gewisse enzymatische Veränderung des Nucleins vor, während man für gewöhnlich ja annimmt, daß diese Substanz nicht verdaut werde. Vielleicht handelt es sich hier daher um eine Spezialisierung des Nukleins, die man als Morulin bezeichnen könnte.

Es war schon bei der Besprechung der Paraglykogenkörner darauf hingewiesen worden, daß sie sich gegen Salpetersäure anders als für gewöhnlich verhalten, wenn sie vorher mit Essigsäure behandelt worden sind. Ein gleicher Einfluß macht sich nun auch am Kerne geltend.

Um dies in Erfahrung zu bringen, behandelte ich einige Gregarinen zuerst mit starker Essigsäure, wobei das schon bekannte Netzwerk niedergeschlagen wurde und das Morulit erhalten blieb. Dann wurde ausgewaschen, Jod hinzugegeben, wieder ausgewaschen und mit starker Salpetersäure der Beschluß gemacht. Man hätte jetzt eine Lösung des Morulits erwarten sollen. — Dies geschah aber nicht (Fig. 11), sondern es wurde nur blasser und grobkörnig

Daraus könnte man schließen, daß sich nur einer seiner Bestandteile löste, während der oder die übrigen mit Essigsäure fixierten durch Essigsäure nicht zerstört wurden. Es wäre also vielleicht ein essigsaures Morulin entstanden, das der Gruppe der essigsauren Nukleine angehören würde. Im Gegensatz hierzu ist das Netzwerk des Kernes, ebenso wie in Essig-, so auch in Salpetersäure nicht löslich und behält natürlich auch diese Eigenschaft, wenn es mit beiden Säuren zugleich in Berührung kommt. Es läßt jetzt sogar besonders deutliche Knotenpunkte erkennen (Fig. 11), die in direkter Salpetersäurebehandlung wie das Morulit verschwanden, woraus wohl deren Zugehörigkeit zum Morulitnuklein zu schließen ist. Das Netzwerk hingegen ist den Fermenten leichter zugänglich und daher vielleicht den Albuminsubstanzen näher stehend als das resistendere Nuklein. Da ich aus Ergebnissen, die an anderen Orten gewonnen sind, vermute, daß dieses Netzwerk speziell eine Eigentümlichkeit der bläschenförmigen morulithaltigen Kerne ist, so möchte ich der ihm zu Grunde liegenden Substanz — mit Ausschluß der differenten Knotenpunkte — den Namen *Paramorulin* geben<sup>1)</sup>.

Nachdem wir schon weiter oben gesehen, daß die Kombination von Essig- und Salpetersäure das Maschenwerk im Plasma gut hervortreten läßt, so finden wir hierin eine hohe Übereinstimmung zwischen dem Alveolin, der Kernmembran, dem Kernnetzwerk und dem essigsauren Überrest des Morulits (Fig. 11), eine Übereinstimmung, welche um so mehr zu Tage tritt, als sich das Alveolennetzwerk besonders schön um den Kern gruppiert und von diesem ganz unverkennbar radienartig ausstrahlt, was ich, wenn auch in abweichender Form, bereits dem Prinzip nach bei *Callyntrochlamys* (Seegreg., Taf. 25, Fig. 13, 15) angegeben hatte. Da nun das Morulit (Morulin) in Salpetersäure gelöst wird, so kann es nicht in Betracht kommen; da ferner das Paramorulin bei der Digestion das gleiche Ergebnis liefert, so fällt es gleichfalls aus. Es bleiben dann als nächste Verwandte des Alveolins im Gregarinenkörper nur noch die Kernmembran und das essigsaure Morulin übrig. Welche von diesen beiden Substanzen nun dem Alveolin näher steht, muß noch eine offene Frage bleiben. Wie wir aber in diesen letzteren einen Schutz gegen die Enzyme vermuteten, so wird auch die Kernmembran — in diesem Falle wenigstens — eine ähnliche Bedeutung haben können, nämlich

1) Zu untersuchen wäre dabei, wie sich dies Paramorulin zur achromatischen Substanz resp. zum Linin verhält.

nicht nur die eines mechanischen Schutzapparates, sondern, wozu ihre Schwerlöslichkeit schon ausreichen würde, auch die einer chemischen Schutzsubstanz.

Mit dem bis jetzt Besprochenen ist ungefähr alles das erledigt, was über die einzelnen Organisationselemente der *Gr. statirae* zu sagen wäre. Einer späteren Untersuchung und einem weitgehendem Vergleichen mag es vorbehalten sein, die Allgemeinheit oder die Beschränkung der hier gewonnenen Resultate zu prüfen, die auf die Gesamtheit der Gregarinen oder gar der Elementarorganismen auszudehnen, mindestens verfrüht sein würde, wie die Beschreibung der nachfolgenden Gregarinen darthun könnte. Es bleibt jetzt noch übrig, die einzelnen Organe der *Gr. statirae* und ihren Aufbau aus jenen Elementen kurz abzuhandeln.

Der ansehnlichste Teil des Gregarinenkörpers ist der Regel nach das Deutomerit, während nur bei wenigen, so bei *Bothriopsis* das Protomerit bedeutend größer ist. In kleineren bis mittelgroßen, noch in die Epithelzellen eingesenkten Exemplaren zeigt unsere Gregarine etwa ein normales Verhalten (Fig. 12), so wie man es bei den Gregarinen gewöhnlich findet. Nach der Konjugation aber ändert sich das Verhältnis zwischen den beiden Körperabschnitten, wie später gezeigt werden soll.

Das Deutomerit besitzt alle die oben besprochenen Organisationselemente, während dem Protomerit bekanntlich ein Kern mangelt. Ferner ist auf die Lagerung des Körnerinhalts bereits aufmerksam gemacht worden. Sobald nämlich die ersten Körner auftreten, scheinen sie, ehe noch die Scheidewand existiert, keinen der beiden Abschnitte zu bevorzugen; sobald aber die Teilung eingetreten ist, sieht man sie in größerer Menge im Protomerit (Fig. 12), mit Fetttröpfchen untermischt. Wenn sie sich nun später, wie schon erwähnt, auf den hinteren Teil des Protomerits zurückziehen, so wölbt sich ihre Masse mit einer Kuppe nach vorne vor (Fig. 1, 2, 3, 7, 9, 10) und grenzt sich scharf, jedoch ohne eigentliche Membranbildung, gegen die vordere Partie ab, welche ein dichtes feinkörniges Plasma enthält, dessen etwas größere Kügelchen die bereits früher vorhandenen Fetttröpfchen sind. Das Übrige scheint dem Plasma des Deutomerits zu entsprechen, dort, wo es körnchenfrei ist, wie bei jüngeren Tieren. Es quillt in Essigsäure, bildet ein feinkörniges Netzwerk etc.

Die Scheidewand zwischen den beiden Körperabschnitten ist von BÜTSCHLI (Protozoa I, p. 515) nach dem Vorgang



VON VAN BENEDEN und SCHNEIDER (AIMÉ) als eine Bildung des Sarkocyts, und wo dies fehlt, des Ektoplasmas angesprochen worden. So konnten die beiden Ersteren feststellen, „daß die Scheidewand bei den mit Sarkocyt versehenen Polycystideen durch eine Einfaltung desselben gebildet wird“, wie auch BÜTSCHLI bei *Clepsidrina* einmal „deutliche Anzeichen einer Zweischichtigkeit der Scheidewand zu beobachten“ glaubte. Bei den sarkocytlosen Formen endlich soll dieselbe ein Diaphragma sein, welches mit dem hyalinen Ektoplasma in Verbindung steht. Daß dies außerdem auch von beträchtlicher Festigkeit sei, hebt BÜTSCHLI noch besonders hervor. Im Gegensatz hierzu hatte ich beiläufig die Vermutung (Seegregarinen, p. 568) ausgesprochen, daß die Scheidewand wohl der Cuticula zugehörig und von gleicher chemischer Zusammensetzung sei.

Bei *Gr. statirae* erscheint dieses Organ nun als eine dünne Lamelle, welche sich, sobald sie auftritt, als fast ebene, gerade Fläche zwischen den beiden Körperteilen ausspannt, indem sie sich an die Cuticula anheftet (Fig. 12). Je mehr die Gregarine aber im Sporontenstadium heranwächst, um so mehr wölbt sich die Wand nach hinten in Form einer erst flachen, nachher hohen Kugelmütze vor (Fig. 2, 9, 10), wobei die Form des Protomerits des vorderen Individuums einer Syzygie in eine Kugel (Fig. 10) und dann sogar in eine längsgerichtete Ellipse übergehen kann (Fig. 9). Es herrscht also bei zunehmender Größe im Protomerit wahrscheinlich ein höherer Druck als im Deutomerit, oder es befindet sich, was auch möglich ist, das Protocollagen des ersteren in einem Zustand einer gewissen Quellung.

Es war bereits gezeigt worden, daß die *Gr. statirae* kein eigentliches Ektoplasma besitzt. Wenn also die Scheidewand das Produkt eines solchen sein soll, so stößt diese Theorie auf eine große Schwierigkeit, und man müßte erst eigens, um sie entstehen zu lassen, eine solche Plasmazone supponieren. Andererseits ist es klar, daß wenigstens das übrige Plasma die Wand hervorgebracht haben muß, gerade wie dies ja auch mit der Cuticula geschehen ist. Es fragt sich dann nur noch, ob wir die Scheidewand als eine plasmatische oder cuticulare Substanz auffassen sollen.

Wie es scheint, hält BÜTSCHLI an dem ersteren fest, obgleich ihm ja auch die große Festigkeit der Wand aufgefallen ist. Dieser Umstand sowohl wie ferner ihr chemisches Verhalten veranlassen mich aber im Gegensatz hierzu meine frühere Ansicht

aufrecht zu erhalten, wobei ich aber den früher gemachten Beobachtungen keineswegs entgegentreten und leugnen will, daß sich auch Ektoplasma resp. Sarkocyt an der Bildung der Scheidewand beteiligen mögen, so etwa, daß ihre mittlere Lamelle cuticular, die beiden äußeren hingegen plasmatisch seien.

Bei Behandlung mit starker Essigsäure bleibt bekanntlich die Cuticula ungelöst und unverändert sich erst etwas nach längerer Einwirkung. Das Gleiche konnte ich nun auch an jener Scheidewand konstatieren, welche noch nach 24 Stunden ungelöst war und zum Teil dieselbe Umwandlung erfahren hatte. Sie ist elastisch wie die Cuticula und dehnt und kontrahiert sich bei abwechselndem Zufügen von Essigsäure und Wasser ganz wie diese es thut. Da sie aber erheblich dünner ist und sich, wie wir sahen, bei größeren Tieren bereits in einem gespannten Zustand befindet, so platzt sie viel leichter, was auch schon geschehen kann, wenn man eine große Gregarine einem gewissen Druck unterwirft.

Auch der Salpetersäure gegenüber zeigte die Scheidewand dieselben Reaktionen wie die Cuticula; trotzdem aber braucht ihre Substanz mit dieser noch nicht identisch zu sein und kann allenfalls eine Zwischenstufe zwischen Plasma und Cuticularsubstanz repräsentieren.

Zum Schluß haben wir noch des Epimerits zu gedenken, welches, wie wir schon sahen, bei unserer Gregarine sehr klein und unscheinbar ist. Relativ am größten ist es bei denjenigen Chephalonten, welche bereits eine Scheidewand gebildet haben (Fig. 12). Je mehr die Tiere aber wachsen, um so kleiner wird es verhältnismäßig (Fig. 2) und absolut genommen. Es wird nämlich höchstwahrscheinlich nicht abgeworfen, sondern resorbiert, wie bei anderen Gregarinen eingehender behandelt werden soll. Ebensowenig ist es vom Protomerit durch eine Scheidewand geschieden, wenn es auch einen ganz anderen Inhalt besitzt. Es enthält nämlich keine morphologisch differenzierten Gebilde wie Paraglykogenkörner, Körnchen etc., sondern ein helles „strukturloses Plasma“ (Fig. 2, 8, 12) und macht im allgemeinen den Eindruck eines Bläschens. Wenn das Epimerit abreißt, was bei starken Insulten leicht geschieht, so zeigt sich an seiner statt vorn am Protomerit eine Öffnung, aus welcher eine klare homogene Flüssigkeit in Form einer kugeligen Blase herausquillt, eine Beobachtung, die wir weiter unten wiederholen werden.

Die Konjugation. Mit Recht ist allgemein die Konjugation oder Syzygienbildung der Gregarinen als das Anfangsstadium der

Fortpflanzung angesehen worden. Nur PLATE<sup>1)</sup> war der merkwürdigen Ansicht, daß die „sog. Konjugation oder Syzygienbildung der Gregarinen nichts mit der Konjugation der Ciliaten zu thun“ habe. Nach seiner Ansicht sollte vielmehr die Kettenbildung nur dazu dienen, den hinteren Individuen die Fortbewegung zu erleichtern, wie ja auch viele Zugvögel bei ihren Wanderungen in einer Reihe sich hintereinander ordnen, um den Widerstand der Luft und des Windes auf diese Weise leichter überwinden zu können. PLATE vergißt dabei nur, daß die Gregarinen im Darm ihres Wirtes gar nicht auf eine schnelle Ortsbewegung angewiesen sind, die ihnen auch dann sehr erschwert werden würde, nämlich durch die Darmkontenta, so daß ihnen sogar eine noch so schlaue Hintereinanderreihung wenig nützen würde. Gegen Flüssigkeits- oder gar Luftströmungen haben gerade sie am wenigsten zu kämpfen. Die Ortsbewegungen der Gregarinen sind ganz im Gegenteil außerordentlich träge, und wenn sie auch in einem mikroskopischen Präparat zuweilen eine etwas größere Beweglichkeit zur Schau tragen, so sind sie eben durch die gewaltthätigen Eingriffe der Zoologen in Beunruhigung versetzt und aus ihrem Stilleben aufgerüttelt worden. Geradeso verhalten sich ja die ciliaten Infusorien, die in einem frischen mikroskopischen Präparat zuerst sinn- und zwecklos durcheinanderschießen, um sich im weiteren Verlaufe allmählich zu beruhigen. Will man sich von den eigentlichen Lebensäußerungen der Gregarinen ein Bild verschaffen, so muß man sie im unverletzten Darne ihres Wirtes beobachten, wozu etwa die so durchsichtige *Phronima* (Seegregar., p. 546) gut geeignet erscheint. Dort ist, was ich bei früherer Gelegenheit zu bemerken unterlassen habe, überhaupt kaum eine Ortsveränderung der Parasiten zu konstatieren gewesen.

Ein noch um vieles offener Einwand gegen die Ansicht PLATE's muß aber aus dem Umstande abgeleitet werden, daß, was gar nicht mehr bewiesen zu werden braucht, die Syzygien der Gregarinen sich gemeinsam behufs der Fortpflanzung in einer Cyste konjugieren. Wie BÜTSCHLI den im Prinzipie ähnlichen Vorgang der Ciliaten als eine „Reorganisation“ auffaßte (*Protozoa*, III, p. 1637), so wird diese Auffassung in gewissem Sinne auch bei den Gregarinen zu gelten haben. Hier werden wir im allgemeinen sowohl eine Vereinigung der Eigenschaften der konju-

---

1) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 43, 1886, p. 238 etc.

gierenden Individuen wie auch einen Ausgleich der Besonderheiten zu erkennen haben. Denn wenn auch zwei sich konjugierende Gregarinen dem Blicke des Mikroskopikers völlig gleichartig erscheinen mögen, wenn es ihm auch nicht gelingt, irgend welche morphologischen Differenzen zwischen beiden herauszufinden, so ist damit doch keineswegs ihre absolute und in allen Punkten bestehende Gleichartigkeit bewiesen. Denn man darf hier nicht auf einem ausschließlich morphologischen Standpunkte beharren und von einem übereinstimmenden Aussehen auf eine übereinstimmende Wesenheit schließen wollen. Jede Gregarine sammelt doch wie jedes andere Tier während ihres Daseins eine Summe von Erfahrungen; jede hat ferner von ihren Vorfahren eine Summe von Erfahrungen geerbt; das eine Individuum hat günstige Bedingungen angetroffen und hat sich schnell entwickelt, das andere vielleicht nicht; jenes hat vielleicht mehr Peptone etc. aufgenommen, dieses dagegen nicht. Kurz die verschiedenen Daseinsbedingungen haben Differenzen zwischen den Individuen hervorgerufen, welche vererbbar sind und ohne Zweifel doch ein plasmatisches Substrat zu Grunde liegen haben, das die Vererbung vermittelt. Wenn wir diese nun nicht zu sehen bekommen, so dürfen wir durchaus nicht auf ihre Abwesenheit schließen.

Man wird mir vielleicht den Vorwurf machen, daß ich mich, den exakten Gang der Forschung verlassend, auf ein transcendentes Gebiet begeben und von „Dingen zwischen Himmel und Erde“ spreche. Dies aber muß ich bestreiten, denn ich betrete allenfalls nur ein noch recht dunkles physiologisches Gebiet, von dem sich allerdings unsere Schulweisheit nicht allzu viel träumen läßt.

Im Grunde genommen, dies ist meine Meinung, wird man auch schon bei der Konjugation von einer Abänderung des sog. Keimplasmas sprechen können, wie dies in wirklich merkbarer Weise bei der Kopulation und geschlechtlichen Vermehrung berechtigt ist. Auch BÜTSCHLI suchte ja schon Konjugation und Befruchtung sogar in ihren feineren Vorgängen zu parallelisieren, worin sich ihm BALBIANI<sup>1)</sup> hinsichtlich der Ciliaten im wesentlichen anschloß, und den Konjugationsakt der Ciliaten wenigstens aus der Kopulation der niederen Protozoen abzuleiten, „eine An-

---

1) O. BÜTSCHLI, Balbiani und die Konjugation der Infusorien; und E. G. BALBIANI, Bütschli et la conjugaison des Infusoires. — Zoolog. Anzeiger, 1883, p. 10—14 und p. 192—196.

sicht, welche auch GRUBER (1886) vertrat“ (Protozoa, III, p. 1638). Wie BÜTSCHLI ferner zu dem Schlusse kommt, „daß die Konjugation ein Vorgang ist, ohne dessen Eintreten die Ciliaten aussterben würden, ähnlich wie die Metazoen ohne die geschlechtliche Fortpflanzung“, so wird dieser Satz auch für diejenigen Gregarinen zu gelten haben, welche sich behufs der Fortpflanzung konjugieren. Anders allerdings läge der Fall bei denjenigen Gregarinen, welche sich solitär encystieren, wenn es nicht noch besonderer Untersuchungen bedürfte, um festzustellen, ob sich in eine Reihe von Generationen nicht doch ab und zu Stadien der konjugierten Encystierung einschieben. Da man sich mit Recht der Ansicht zuneigt, daß die Gregarinen überhaupt rückgebildete Abkömmlinge <sup>1)</sup> höherer Organismen seien, so würden diesen vielleicht die sich konjugierenden näherstehen, als die anderen, welche schon die letzten Reste einer geschlechtlichen Vermischung verloren haben oder im Begriff sind, sie zu verlieren, wie besonders die Coccidien, welche ja auch in anderen Beziehungen als eine sehr niedrig stehende Gruppe der Gregarinen zu gelten haben.

Bekanntlich konjugieren die Gregarinen sich gewöhnlich nur zu je zwei Individuen. Abgesehen von älteren, etwas unsicheren Angaben konnte ich früher zwei Fälle konstatieren, wo mehrere Individuen konjugiert sind, nämlich einmal bei *Callyntrochlamys* (Seegreg., Taf. 25, Fig. 3) und als Regel bei *Aggregata* (ebenda Taf. 25, Fig. 26 und Taf. 26, Fig. 30 und 31), während im Gegenteil die Anheftung mehrerer jüngerer Individuen nebeneinander an das Hinterende eines großen öfter beobachtet ist, ohne daß dies den Wert einer echten Konjugation hätte, da allemal die überschüssigen verloren gehen, so daß nur eine gewöhnliche Syzygie zurückbleibt (BÜTSCHLI, Protozoa, I, p. 530 und FRENZEL, Seegreg., Taf. 25, Fig. 2 und Taf. 26, Fig. 50), wie ich dies unzweideutig bei *Callyntrochlamys* nachweisen konnte.

Normalerweise bestehen nun die Syzygien der *Gr. statirae* auch nur aus zwei Individuen (Fig. 1, 4, 7, 9). Einmal jedoch traf ich eine an, aus drei gleichgroßen, noch jungen Tierchen zusammengesetzt und wie gewöhnlich mit den ungleichnamigen Enden aneinandergeheftet (Fig. 3). Ob eine solche Kette aber

---

1) Nicht ohne Bedeutung hierfür erscheint die überraschende Angabe GABRIEL's über das Vorhandensein zahlreicher Quersepten bei der Gregarinide aus *Typton spongicola*. Späterhin werde ich einen Befund mitzuteilen haben, welcher gewissermaßen ein Analogon hierzu liefert (*Pyxinia crystalligera*). Vielleicht ein Rückschlag!

bis und nach der Encystierung erhalten bleibt, wie es bei *Aggregata* stets geschieht, kann nicht beurteilt werden, da diese Erscheinung doch eine recht seltene zu sein scheint. Jedenfalls bestanden die zahlreichen von mir gesehenen großen Exemplare gemeinhin nur aus zwei Teilen, während reife, solitäre Individuen, wie schon zu Anfang dieser Schrift angegeben, recht selten sein mögen. Diese hatten sich entweder niemals konjugiert oder nach erfolgter Konjugation wieder getrennt, wie an jener Stelle bereits vermutungsweise ausgesprochen ist. Da ich ferner über die Encystierung der *Gr. statirae* überhaupt nichts mitzuteilen imstande bin, so kann auch nicht bestimmt werden, ob sich hier ein solitäres Tier encystieren kann oder ob es, ohne sich fortzupflanzen, zu Grunde gehen muß, wie ferner eine freiwillige Trennung nach erfolgter Konjugation keineswegs bewiesen ist. Sehen wir jedoch einen ähnlichen Vorgang bei manchen Ciliaten und bei Heliozoen, worüber ich beabsichtige, an anderen Orten zu berichten, so liegt nichts gegen seine Möglichkeit bei den Gregarinen vor, welche auch schon von STEIN angenommen wurde. Er fand nicht selten das hintere Individuum kleiner und meinte, „daß ein Paar verwachsener Individuen durch Zufall getrennt worden sei und nun nachträglich eine Verbindung mit einem jüngeren, kleineren Exemplar stattgefunden habe“. Einen weiteren Erklärungsversuch möchte ich nicht unterlassen.

Schon oben hatten wir die Konjugation ungleichartiger Teilstücke als Postulat ausgesprochen. Es könnte nun sein, daß sich zuweilen zwei Gregarinen vereinigen, um nachher zu finden, daß die zwischen ihnen bestehenden Beziehungen sowohl wie Differenzen nicht genügen, um einen „Bund für's Leben“ einzugehen, weshalb sie sich wieder trennen, um einen anderen Gefährten zu suchen.

Die Konjugation ungleichartiger Teilstücke ist bei *Gr. statirae* sogar eine recht gewöhnliche Erscheinung, und wenn sie zunächst auch nur in den Größenverhältnissen der Konjuganten ihren sichtbaren Ausdruck findet (Fig. 4, 7, 9), so ist damit doch schon der Anfang jener postulierten Ungleichheiten gemacht. Es ist ferner möglich, daß sich sowohl zwei verschieden große Exemplare vereinigen, um sich bei fortschreitendem Wachstum teilweise auszugleichen (Fig. 4), wie es auch denkbar ist, daß von ursprünglich gleich großen das eine gegen das andere in der Entwicklung zurückgeblieben ist (Fig. 9). Die größten, also auch die reifsten Syzygien der *Gr. statirae* bestehen entweder aus zwei gleichen Individuen



(Fig. 1), die aber, um es noch einmal zu betonen, nur gleich erscheinen, wie etwa zwei Ameisen dem ungeübten und unbewaffneten Blicke ebenfalls völlig „gleich“ erscheinen; oder die reifen Syzygien setzen sich auch aus zwei verschieden großen und mithin verschiedenartigen Teilstücken zusammen, wobei freilich noch zu beweisen übrig bleibt, daß sie in diesem nämlichen Zustande zur Encystierung schreiten.

Außer dem vermutlichen ungleichmäßigen Wachstum beider Hälften läßt sich aber noch eine weitere Differenz zwischen ihnen erblicken. Man kann wohl mit Recht behaupten, daß alle Cephalonten eine ungefähr gleiche Gestalt haben (Fig. 8, 12). Nach der Konjugation aber flacht sich das Protomerit des hinteren Sporonten zu einer oft ganz dünnen Scheibe ab (Fig. 1, 9), so daß es in gewissen Fällen gar nicht mehr aufzufinden ist (Fig. 4). Das Protomerit des vorderen Sporonten hingegen bleibt entweder nahezu unverändert (Fig. 1, 7, 9) oder es gestaltet sich auch, doch in anderer Weise, um, indem es sich teils mehr ins Deutomerit zurückzieht (Fig. 10), teils auch seine äußere Oberfläche mit der des letzteren auszugleichen sucht, so daß man nun am vorderen Teilstück gleichfalls kaum etwas von einer Separation in zwei Körperabschnitte gewahrt. Ja diese scheinbare Verschmelzung kann eine so täuschende werden, daß man wähnt, die Syzygie eines Monocystidenpaares vor sich zu haben (Fig. 4). So glaubte ich anfänglich im Darne der Statira eine neue Gregarine zu sehen, und erst eine Behandlung mit Jod ließ plötzlich die Scheidewand sowie die übrigen Differenzen zwischen beiden Meriten hervorspringen, wie es in Fig. 10 etwa dargestellt ist.

Es kann sein, daß in jener Abrundung der Körperoberfläche, womit gleichzeitig eine starke Verkürzung der Längsachse Hand in Hand geht (Fig. 1, 4), die Vorbereitung zur Encystierung gegeben ist, während die Abplattung des Protomerits des hinteren Sporonten bald nach erfolgter Konjugation niemals vermißt wird, wobei es fraglich ist, ob sie sich einzig und allein durch den Druck erklären läßt, welchen das hinterste Individuum auf das vordere in dem Bestreben ausübt, sich möglichst innig mit ihm zu vereinigen, und dessen Folge die Abplattung des Protomerits recht wohl sein kann, da es ja wenig feste Substanzen enthält. Ob auch sein Volumen hierbei eine Einbuße erfährt, vermag ich nicht anzugeben, doch scheint der Turgor der Gregarinenzelle, der intracelluläre Druck, sein Übergewicht in jenem Körperteil verloren zu haben, was aus dem jetzt so geringen Widerstand gegen die

Abplattungskraft gefolgert werden kann. Möchte nicht auch dies als eine weitere Differenzierung zwischen den beiden Konjuganten aufzufassen sein? Nicht ganz leicht ließe sich übrigens der in der Längsrichtung ausgeübte Druck erklären, dem das hintere Protomerit unterworfen ist. Es ist jedoch sehr unwahrscheinlich, daß er vom vorderen Individuum ausgehe, da dieses sich ja gerade nach der entgegengesetzten Richtung hin bewegt, um vorwärts zu gelangen. Dem hinteren Individuum spricht man — siehe PLATE — eine selbständige Bewegung gern ab und denkt sich die Syzygie etwa wie ein zusammengekoppeltes Paar von Lokomotiven, von denen nur die vordere dampft, die hintere nachschleppend. Dahingegen hat B. SOLGER<sup>1)</sup> eine deutliche Bewegung am zweiten Paarling seiner Gregarinen wahrgenommen, so daß man nunmehr das Zustandekommen des genannten Druckes geradezu als die Folge eines stärkeren Bestrebens der Vorwärtsbewegung des hinteren Tieres erklären kann, wie etwa, um das obige Bild beizubehalten, die einer anderen nacheilende Lokomotive auf diese trifft, sie vor sich herschiebt und den Tender, unser Protomerit, zerdrückt.

Trotzdem ich eine ganze Anzahl von Statiradärmen daraufhin untersuchte, so glückte mir doch niemals die Auffindung einer Cyste, was mir um so rätselhafter blieb, als fast jeder Darm eine oder mehrere große Syzygien enthielt. Soll man nun annehmen, daß diese durch den Enddarm auswandern, um sich an einem anderen Orte zu entwickeln, oder ist nicht auch der Fall denkbar, daß sie einen passenden Zufluchtsort im Körperinnern des Wirtes suchen? Sie könnten dann etwa in die MALPIGHI'schen Gefäße geraten. Allerdings fand ich weder dort noch in einem anderen Organ oder Gewebe des Käfers eine Cyste oder ein Gebilde ähnlicher Art. Dagegen waren die MALPIGHI'schen Gefäße ohne Auswahl bestimmter Regionen oft vollgepfropft von kugeligen Behältern, welche eine Anzahl von den Pebrinekörperchen oder Psorospermien ganz ähnlichen Organismen umschlossen, wie sie mir in fast gleicher Gestaltung bereits früher im Mitteldarm von Raupen<sup>2)</sup> ent-

---

1) Notiz über eine im Darmkanal von *Balanus improvisus* DARW. (var. *gryphicus* MÜNTZ) lebende Gregarine. Von BERNH. SOLGER. Mitteilungen des naturwissenschaftl. Vereines von Neuorpommern und Rügen, 22. Jahrg., 1890. — (Sollte B. S. übrigens nicht vielleicht jüngere Cephalonten mit Epimerit übersehen oder zufällig nicht angetroffen haben?)

2) Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithel-

gegengetreten waren. Wenn man aber erwägt, daß einmal die Fortpflanzung der echten Psorospermien noch ganz dunkel ist, daß ferner die isolierten Körperchen des Raupendarmepithels und der MALPIGHI'schen Gefäße der Statira und anderer Insekten in ihrem Aussehen auf die sichelförmigen Keime der Gregarinen hindeuten, so ist noch nicht jeder Zusammenhang zwischen beiderlei Gebilden, im besonderen aber zwischen denen der MALPIGHI'schen Gefäße und den Gregarinen des Darmes von Statira, von der Hand zu weisen.

Indem diese fraglichen Körperchen anhangsweise besprochen werden mögen, sei nur zum Schluß noch einmal auf die jüngsten Stadien der *Gr. statirae* hingewiesen, welche sich innerhalb eines Darmes meist in Menge finden, während, wie wir bereits sahen, reife Individuen um vieles spärlicher sind. Daraus könnte man den Schluß ziehen, daß eine nicht unbeträchtliche Anzahl dieser Gregarinen während ihrer Heranbildung zu Grunde geht, so daß nur einige von ihnen die volle Reife erlangen, wenn nicht die Möglichkeit für die allmähliche Auswanderung heranreifender oder nahezu herangereifter Exemplare vorliegen würde.

Es ist schon gezeigt worden, daß die jüngsten Gregarinen eine abweichende Gestalt und Cuticula besitzen (Fig. 13), eine Gestalt, die ein Analogon in den jungen Clepsidrinen des Blattadarmes findet (Protozoa, I, Taf. 35, Fig. 8). Nur halte ich dafür, daß bei der Statira diese Tierchen noch frei sind. Bald formen sie sich um, ohne zunächst dabei an Volumen zuzunehmen, indem sie sich etwas strecken und zu einem Rotationsellipsoid abrunden (wie etwa Fig. 21). Gleichzeitig erhalten sie durch Ausstülpung eines vorderen Bezirkes des Protomerits ein Epimerit (Fig. 8), senken sich in eine Darmzelle ein und wachsen zum vollkommenen Organismus heran, wie ich es versucht habe, in den vorangehenden Zeilen zu beschreiben.

---

regeneration. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 26, Taf. 7, Fig. 4, sowie: Zum feineren Bau des Wimperapparates; ebenda Bd. 28, p. 78 Anmerkung, und G. BALBIANI, Les Sporozoaires, Paris 1884.

### Anhang.

#### 1. Die Psorospermien-ähnlichen Organismen der MALPIGHI'schen Gefäße von *Statira unicolor* BLANCH.

Die MALPIGHI'schen Gefäße der *Statira* besitzen den gewöhnlichen Bau dieses Organes; die Epithelzellen sind von mittlerer Größe, ziemlich isodiametrisch und besitzen einen gut entwickelten hohen Härchensaum, welcher etwa die Hälfte der Zelloberfläche überkleidet, ein Verhalten, welches ich, um es nebenbei zu erwähnen, noch mehr ausgeprägt im Mitteldarmepithel der Cicaden antraf, wo die einzelnen Zellen größtenteils und fast völlig voneinander isoliert stehen, wodurch ihre freie Oberfläche ganz außerordentlich vergrößert ist.

Oft fand ich diese MALPIGHI'schen Gefäße nun normal und keineswegs verändert; oft aber waren sie unregelmäßig erfüllt von teils mehr vereinzelter Parasiten oder von den blasenartigen Paketen, deren jedes von gleicher Größe und auch sonst von gleichem Aussehen im optischen Schnitte etwa 10—12 parallel aneinandergelagerter dichtgedrängter Parasiten enthielt, während die geringen Zwischenräume zwischen diesen von einer klaren, jedenfalls flüssigen und ganz homogenen Masse durchtränkt waren. An manchen Stellen zeigte sich in diesem Falle das Epithel unverletzt, an anderen Stellen aber pathologisch umgeformt, indem sich an einzelnen Punkten aneurysmenartige Aussackungen mit Verkümmern der Zellen gebildet hatten, wenn, wie auch an nichtausgesackten Stellen, nicht ein gänzlicher Schwund derselben eingetreten war.

Die Gestalt der Parasiten, im freien sowohl als auch im eingekapselten Zustande identisch, ist ungefähr die eines dicken, plumpen Bacillus, vorn und hinten etwas verjüngt und dann halbkugelig abgerundet. Einige zeigten sich fast gerade, andere leicht gekrümmt oder annähernd bohnenförmig. Ihre Größe war eine beinahe übereinstimmende, und maß ich die Länge zu ca. 0,012 bis 0,013 mm, ihre Breite zu 0,0035 mm. Sie sind also größer als die im Mitteldarm von *Porthesia chrysorrhoea*, wo ihre Länge etwa 0,008, ihre Dicke 0,0025 mm beträgt<sup>1)</sup>, und wo ferner ihre

---

1) Einiges über den Mitteldarm der Insekten etc. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 26, p. 274 und Taf. 7, Fig. 4.

Verpackung in der Blase eine ganz andere, nicht parallel gerichtete, sondern mehr kreuzweise geschichtete ist. Eine Eigenbewegung fehlt den Körperchen in beiden Fällen, wie auch überhaupt irgend welche Lebenszeichen, Gestaltsveränderungen, Kontraktionen u. s. w. nicht zu bemerken sind, ein Umstand, der die Ansicht BÜTSCHLI's von ihrer pflanzlichen Natur unterstützt, obgleich die cuticulaartige membranöse Umhüllung die Jodreaktion nicht geben wollte.

Die Organisation der Parasiten erscheint ebenso einfach, wie die der Bakterien, denn man kann außer der stark glänzenden, scharf umschriebenen Cuticula und einem trübhomogenen Inhalt kaum hervorragende Besonderheiten unterscheiden. Das Aussehen dieser Cuticula bewirkt einen lebhaften Glanz des Tieres, während das Plasma matt ist. Es giebt jedoch sehr viele teils frei liegende, teils aber auch noch eingekapselte Individuen, denen eine derartig differenzierte Cuticula abgeht, und die nun durch ihren ganzen Körper hindurch matt und schwach lichtbrechend aussehen, womit aber noch nicht auf das Fehlen jenes Gebildes geschlossen werden soll, da der Umriß nach wie vor ein scharfer ist. Man kann also eigentlich nur sagen, daß sich nun die Cuticula in ihrem Lichtbrechungsvermögen kaum noch vom Plasma abhebt.

Die glänzenden Körperchen zeigen häufig der Cuticula aufgelagert einige wenige, zwei bis fünf, kleine, halbkugelige, also knötchenförmige Auftreibungen oder Verdickungen, innen anscheinend hohl und von demselben Glanze und Aussehen. Man könnte sie zuerst für Fetttröpfchen im Innern halten, wenn man sie bei Verschiebungen und Drehungen nicht deutlich an der Außenseite sehen würde.

Das, wie schon gesagt, fast homogene Plasma läßt nur zuweilen ganz kleine, feine, staubartige Körnchen entstehen, die central angeordnet sind. Manchmal erkennt man auch, wenn man die Körperchen als Ellipse betrachten würde, etwa in deren Brennpunkten je einen dunkleren rundlichen, von einem helleren Hofe umgebenen Fleck, welcher durch Zusatz von Essigsäure deutlicher wird, so daß man auf zwei Kerne schließen könnte, wenn nicht durch diese Säure noch einige andere, ähnlich beschaffene Flecke oder Trübungen hervorgebracht würden. Sonst bleibt übrigens das Plasma bei dieser Behandlung verhältnismäßig klar und durchsichtig und nur einige mehr vakuolenartige hellere Flecken werden sichtbar, die alle, wie auch die zuerst genannten, mehr oder

weniger in einer Reihe angeordnet, in der centralen Längsachse des Körpers liegen.

Leider vermochte ich die Kernnatur der Flecken mit den mir zur Verfügung stehenden Mitteln nicht zu erbringen, da die Färbung immer eine diffuse blieb, während es mir z. B. nicht schwer gelang, nach dem Vorgange BÜTSCHLI's <sup>1)</sup> bei einer freilich viel größeren Bakterie zwei Centalkörper (Kerne?) zu demonstrieren.

Bei Behandlung mit Jod, sowohl für sich allein oder in Verbindung mit Essigsäure oder Schwefelsäure, war nur eine leichte Gelbfärbung der Cuticula und des Plasmas zu erzielen, während die durch Essigsäure hervorgerufenen Flecken ungefärbt blieben, was gleichfalls auf ihre Vakuolenbedeutung hinweist. Wahrscheinlich sind sie daher weiter nichts als Flüssigkeitsansammlungen, entstanden nach der Kontraktion des Plasmas durch Essigsäure.

Das mikrochemische Verhalten unserer Körperchen stimmt mit dem Resultat, welches früher an den ähnlichen Gebilden aus dem Raupendarm gewonnen worden war. Sowohl in starker Salpetersäure wie in ebensolcher Essigsäure nicht angegriffen, verschwinden sie schnell in konz. Schwefelsäure.

Während LEYDIG und BALBIANI die wahrscheinlich identischen Organismen der Pebrinekrankheit zu den Sporozoen ziehen, halten NÄGELI und BÜTSCHLI sie eher für schizomycetenartige Pflanzen. Welche von beiden Meinungen nun mehr für sich haben, kann ich nach meinen Erfahrungen nicht beurteilen, zumal ich keine Fortpflanzungsvorgänge anzutreffen vermochte, obgleich ich sehr viele von diesen Organismen zu sehen bekam. Weder fand ich aber jemals eine Querteilung nach Art der Bacillen, noch ein Auswachsen im Sinne BALBIANI's. Nur der Verlust des starken Lichtbrechungsvermögens sowie die vakuolenartigen Flecken deuten auf schon von BALBIANI gemachte Beobachtungen hin, die aber deswegen nicht gut mit der Fortpflanzung in Beziehung stehen dürften, als sie bereits den in Kapseln eingeschlossenen Körperchen eigentümlich sein können.

---

1) Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Vortrag etc. 6. Dez. 1889 von Prof. Dr. O. BÜTSCHLI. C. F. Winter's Verlag, Leipzig 1890.



## 2. *Gregarina bergi*<sup>1)</sup> nov. spec. (Fig. 16 bis inkl. 19.)

Länglich eiförmig, in der Jugend hinten spitz, im Alter abgerundet. Stets solitär. Protomerit in der Jugend hell, mit großem, spitz-kegeligem Epimerit. Cuticula derb. Kein Sarkocyt und Ektoplasma. Kern mit einem Morulit.

Vorkommen: Mitteldarm von *Corynetes* (*Necrobia*) spec. wohl *C. ruficollis* Córdoba (Argentinien).

In Gemeinschaft mit *Dermestes vulpinus* fand ich hier zwischen alten Knochen und Abfällen einigemal einen kleinen, flinken, blauen Käfer (*Cleride*), welcher, wie Herr Prof. CARL BERG die Freundlichkeit hatte zu bestimmen, ein *Corynetes* (*Necrobia*) ist.

Fast jedes Exemplar dieses Käfers beherbergte in seinem Mitteldarm einige, aber nur spärliche Gregarinen, meist in verschiedenen Altersstufen. Sie sehen bei durchfallendem Lichte grau bis grauschwarz, jedoch bei weitem nicht so dunkel und glänzend wie die *Gr. statirae* aus. Bei auffallendem Licht<sup>2)</sup> sind sie rein weiß. Der Kern und sein Inhalt tritt auch bei großen und dicken Exemplaren immer deutlich hervor.

Die Gestalt der *Gr. bergi* ist eine typisch „gregarinenartige“, d. h. so, wie man sich gewöhnlich eine Gregarine vorstellt (Fig. 17), z. B. *Clepsidrina blattarum* SIEB., *Actinocephalus stelliformis* AIM. SCHN. oder den zuerst entdeckten Repräsentanten dieser Klasse: *Gr. conformis* DIES. (Seegregar., Taf. 26, Fig. 65), nur daß sie etwas mehr gedrungen ist. Während ferner bei vielen anderen Gregarinen die Jugendformen ganz erheblich schlanker sind, was uns ja auch bei der *Gr. statirae* auffiel, so macht sich hier eine derartig tiefgreifende Differenz nicht bemerkbar, wenngleich ein jüngeres Cephalontenindividuum, vom Epimerit abgesehen, immer etwas schlanker als ein reiferes Sporontenindi-

---

1) Nach meinem verehrten Kollegen, Herrn Prof. Dr. CARLOS BERE, Direktor des National-Museums in Montevideo, benannt.

2) Ich habe meinen Arbeitsplatz hier so gewählt, daß ich das Licht zum Mikroskopieren von der Nord-, hier also von der Sonnenseite herbeziehe. Den Spiegel des Mikroskops stelle ich so, daß er die untere Schicht des Himmelsgewölbes auffängt, wo das Blau des selten getrübbten Himmels in die gelblichen Töne übergeht. Das Licht ist viel schöner als das des sonnenlosen Südens.

viduum ist, was sich namentlich am hinteren Körperende geltend macht, das im ersteren Falle spitz, im letzteren breit abgerundet ausläuft (Fig. 16, 17). Auch setzt sich dort das Protomerit etwas schärfer vom Deutomerit ab als hier. Seine Gestalt ist indeß fast stets die einer Halbkugel, mit vorn abgerundeter Oberfläche, doch so, daß bei jungen Tieren seine Höhe etwa der Breite gleichkommt, während es im weiteren Verlauf des Wachstums breiter als hoch wird (Fig. 18).

Ganz junge und kleine Exemplare dieser Gregarine habe ich nicht zu sehen bekommen; die kleinsten, die ich auffand, hatten schon eine ganz stattliche Größe und ein wohl entwickeltes Epimerit (Fig. 16). Die Länge eines solchen mit Epimerit betrug ca. 0,12 mm, ohne dieses ca. 0,09 mm, während die größte Breite des Deutomerits ungefähr 0,038 mm war. Ein großes Exemplar hingegen maß annähernd  $\frac{1}{3}$  mm in der Länge und 0,09 mm in der Breite; ein mittleres, noch mit einem kleinen Epimerit versehen, hatte ohne dieses die Maße 0,18 mm (L.) und 0,07 mm (Br.).

Wie bei anderen Gregarinen, so ist auch bei unserer Gr. bergi die ortsverändernde Bewegung eine träge. Kontraktionen des Körpers, wenn schon ebenfalls nur langsame, sieht man hier jedoch öfters, und zwar, obgleich seltener, ähnlich so, wie SOLGER (l. c. Abbild.) sie für seine Gregarine angiebt, oder, und das häufiger, daß sich nur an einer Seite des Deutomerits eine oder zwei tiefe Einschnürungen markieren, welche langsam bis zum Protomerit hinwandern, zuweilen auch einen entgegengesetzten Verlauf nehmen. Jedenfalls haben derartige Kontraktionen oder Erscheinungen bloß wenig mit der Weiterbewegung des Tieres zu thun, was schon ihre Seltenheit ausschließen dürfte. SOLGER führte sie wohl mit Recht auf einen unnatürlichen Reizzustand zurück. Wir haben hierin daher eine Fähigkeit der Gregarinen, die nur selten zur Anwendung kommt, denn, so können wir es sagen, diese Schmarotzer haben eine Kontraktionsthätigkeit nicht mehr nötig und verlernen ihre Ausübung allmählich, um schließlich, das sehen wir an manchen von ihnen, diese Fähigkeit ganz zu verlieren, während ihre höher organisierten Vorfahren sie in viel höherem Grade besessen haben mögen.

Wie die Ortveränderung der Gregarinen, bestehend in einem langsamen Vorwärtsgleiten oder -schwimmen, ausgeführt wird, ist bekanntlich noch völlig dunkel. Man weiß nur, daß sie ihre Parallele bei den beweglichen Diatomeen (?) und gewissen Bacillen fin-

det. Bei ersteren sah ich wiederholt die eigentümliche Erscheinung, wie ein kleiner, an sich unbeweglicher Fremdkörper lebhaft längs der Naviculacee hin und her glitt, um dann abgestoßen zu werden, wie wenn er von feinen Greiforganen erfaßt und hin und her geschoben worden wäre<sup>1)</sup>. Von derartigen Gebilden war natürlich nichts zu sehen, wie man sich auch denken könnte, daß er vom Protoplasma der Zelle abwechselnd angezogen und abgestoßen worden wäre. Was mich dabei aber interessierte, das war das Sichtbarwerden einer Lebensthätigkeit, die sich sonst nur in der so rätselhaften Vorwärtsbewegung offenbart. Derartige Erscheinungen sind nun leider bei den Gregarinen niemals zu konstatieren, und diese Rätselhaftigkeit muß um so verwunderlicher werden, als diese Organismen doch von so erheblicher Größe sind, daß einmal die sie, wenn auch nur träge vorwärtstreibende Kraft keine so ganz geringe sein kann, und daß ferner doch von Rechts wegen etwas von dieser Kraft und ihren Organen handgreiflich zu sehen sein müßte. Forschen wir aber genauer nach, so kann nicht ein einziges Organgebilde des Gregarinenkörpers im Ernste mit der Vorwärtsbewegung in Beziehung gebracht werden. Denn das Sarkocyt und seine etwa vorhandenen Fibrillen könnte, angenommen, es sei selbständig kontrahierbar und muskulös, was ja kein Mensch weiß, allenfalls eine der oben besprochenen Einschnürungen bewirken, aber niemals das Vorwärtsgleiten, weil dazu viel lebhaftere Kontraktionen erforderlich wären, so etwa wie bei den Regenwürmern. Auch müßten dann die Ringkontraktionen überall nachweisbar sein, was wie schon gesagt, ganz im Gegenteil nicht der Fall ist.

Man stellt sich oft die Schwimmbewegungen dieser und analoger Organismen so vor, daß am Vorderende oder längs des Körpers gewissermaßen Wasser eingepumpt werde, um hinten mit Gewalt ausgestoßen zu werden, wodurch allerdings ein solcher Effekt erzielt werden könnte. Dann müßten sich aber doch — man bedenke eine 500- bis 1000-fache Vergrößerung dieser Vorgänge — irgendwelche Strömungen innerhalb wie außerhalb der Gregarine bemerkbar machen. Welchen Strudel bringt nicht eine etwa ebenso große Opalina oder Bursaria mit den Cilien hervor, auch wenn sie langsam vom Fleck gleiten! Nun giebt es zwar gewisse Gregarinen, deren Entoplasma ziemlich lebhaft Strömungen nach Art einer Amöbe ausführt (*Monocystis agilis*); bei den meisten anderen weiß man davon aber nichts zu melden, und

1) Vergl. M. SCHULTZE, Arch. f. mikr. Anatom., Bd. I.

kann bei vielen nicht einmal eine Molekularbewegung der Körner zugeben. „Und sie bewegt sich doch“, so muß man ausrufen, wenn man das Schwimmen einer Gregarine ohne sichtbare Thätigkeit ihrer Organe verfolgt oder wenn dies an einer Heliozoe geschieht. Denn die dort zu beobachtende Schiefstellung der Strahlen (*Actinosphaerium*)<sup>1)</sup> mag vielleicht durch Verringerung des Widerstandes im Wasser die Bewegung unterstützen, ohne diese indessen verursachen zu können, was schon daraus hervorgeht, daß sie bei den meisten Heliozoen durchaus vermißt wird.

Bei den Diatomaceen wird das Vorhandensein von ganz feinen Pseudopodien wohl noch vermutet, um dadurch eine Erklärung finden zu können. Daß dort in der That irgend etwas an der Oberfläche der Zelle vor sich geht, mag die oben angegebene Beobachtung beleuchten. Wenn jedoch bei einer Gregarine derartige Organe vorhanden wären, so müßten sie doch bei einem so umfangreichen Tiere von beträchtlicher Größe sein, um eine nennenswerte Wirkung entfalten zu können, was dann zur Folge hätte, daß man sie klar und deutlich sehen und in ihrer Thätigkeit beobachten sollte<sup>2)</sup>.

Da auch dieser Erklärungsversuch daher fallen muß, so würde ich, wenn die uns interessierende Erscheinung nicht auch bei den freilebenden Heliozoen u. s. w. vorläge, einem anderen Versuch mehr Raum geben, als dies im folgenden geschehen soll. Ganz unterdrückt möge er aber deswegen nicht werden, als er sich nicht nur an die zuerst referierte Erklärung anlehnt, sondern vielleicht doch auch mit einer kleinen Variante auf die freilebenden Protozoen übertragen werden könnte.

Die Gregarinen nähren sich offenbar von dem verdauten Darminhalt ihres Wirtes, indem sie also Stoffe von außen in flüssiger Form aufnehmen. Diese Aufnahme ist eine anziehende Funktion ihres Protoplasmas und sehr wahrscheinlich nicht eine einfach endosmotische, sondern eine auf einer chemischen Thätigkeit beruhende. Man könnte nun diese Thätigkeit mehr in das vordere Glied, in das Protomerit verlegen, worauf ja schon das gleichfalls zur Nahrungsaufnahme bestimmte Epimerit der Cephalonten hinweist, derartig, daß die aufzunehmenden Stoffe und das

---

1) CARL BRANDT, Untersuchungen an den Achsenfäden der Heliozoen. Sitzungsbericht der Gesellschaft Naturforschender Freunde in Berlin, 15. Oktober 1878, p. 171 ff. — l. c. p. 176.

2) Siehe „Nachtrag“.

Protoplasma eine Anziehung aufeinander ausüben, die das Tier wie ein Magnet nach vorwärts treibt, bis zu einem Punkte, wo jene Stoffe in großer Menge angehäuft sind. Dorthin muß die Gregarine gelangen, um Nahrung aufzunehmen, woher sich vielleicht das sofort beobachtete plötzliche Anhalten der Bewegung erklärt. Ferner nimmt die Gregarine hierbei wahrscheinlich mehr Wasser auf, als sie bedarf und giebt es in langsamem Strome nach hinten hin von sich, wodurch die vorwärtstreibende Kraft noch vermehrt wird. Dieser Strom würde, wo die Lebensenergie eine größere ist, die Molekularbewegung der Körner oder die Strömungen im Entoplasma erklären können.

Wie aber, so wird man fragen, sollen nun die offenbar so gleichartigen Vorgänge an denjenigen Protisten erklärt werden, die nicht als Schmarotzer eine sie nährende und anziehende Flüssigkeit aufnehmen. Ich denke mir daher, daß auch in diesem Falle im Wasser Anziehungspunkte existieren, sei es in Gestalt anderer Organismen, welche eine Beute der ersteren werden könnten, sei es, wie bei Protophyten-Kohlensäure oder dergl., deren sie zur Assimilation bedürfen. Freilich darf dabei nicht außer acht gelassen werden, daß diese Erklärung nicht recht für das Gegenteil jener Erscheinungen herhalten will, nämlich für das völlig ruhige Daliegen so vieler Diatomeen oder Bakterien. Nicht ohne Recht wird man sich fragen müssen, warum nicht auch sie von der allgemeinen Wanderlust gepackt werden. Wie jedoch die Astronomie eine Anziehungskraft annimmt, welche die Himmelskörper in ihren Bahnen lenkt, wie die Chemie in die Atome und Moleküle der Materie die gleichen Kräfte verlegt, so wird man sie auch zwischen Körpern bestehen lassen können, welche hinsichtlich ihrer Größe und Konstitution nichts anderes sind, als die Zwischenglieder in der endlosen Kette zwischen einem Atom und einer Weltensonne. Die Anziehung könnte nur eine schwache sein, so daß sie ihr Minimum erreicht in der Molekularbewegung kleinster Gebilde, welche etwa nach allen Richtungen hin ungleichmäßig angezogen würden, woraus das eigentümliche Schwingen und Tanzen entsteht. Sie verschwindet endlich bei ruhenden Organismen völlig, derartig vielleicht, daß deren Lebensthätigkeit eine zu geringe ist, um sich in Bewegungen zu äußern oder daß diese sich festheften wie z. B. gestielte Diatomeen, Suctorien und echte Pflanzen, wenn nicht, wie es besonders bei den echten Tieren zu Tage tritt, eigens

konstruierte Organe eine Eigenbewegung hervorrufen, welche der Anziehungskraft entgegenzuwirken imstande wäre<sup>1)</sup>.

Der feinere Bau der *Gr. bergi* schließt sich ziemlich enge an den der *Gr. statirae* an.

Die Cuticula, um mit dieser zu beginnen, ist etwas derber als dort und schon deutlich doppelt konturiert, wenn auch nicht von einer solchen Dicke, wie sie manchen anderen Polycystiden zukommt. Mit Ausnahme des Epimerits überzieht sie den Körper in gleichmäßiger Dicke, ohne im besonderen am vorderen oder hinteren Ende eine Verstärkung zu erfahren (Fig. 16, 17). In ihrem Aussehen ist sie wie gewöhnlich glashell und farblos, ohne aber jemals eine Skulpturierung, eine Längsstreifung, Rippung oder dergl. aufzuweisen, eine Eigentümlichkeit, welche auch bei Behandlung mit Reagentien (Essigsäure, Glycerin) bestehen bleibt.

In ihrem chemischen Verhalten stimmt die Cuticula mit der von *Gr. statirae* überein. In Essigsäure oder Salpetersäure löst sie sich nicht, während Jod sie leicht gelb färbt.

Im Plasma, sowohl bei jungen wie bei älteren Individuen, sowohl im Proto- wie im Deutomerit ist irgend eine Differenzierung in Ektoplasma, Sarkocyt, Fibrillen, Punktreihen etc. nicht nachweisbar. Zwar sieht man die Paraglykogenkörner nicht an allen Stellen der Cuticula dicht anliegen, so daß hier und dort zwischen jenen und dieser ein schmaler spaltartiger Raum ausgespart bleibt. Das erstere ereignet sich aber wenigstens eben so oft, so daß man im letzteren Falle doch nur auf eine mehr zufällige Abwesenheit einiger Körner in der Nähe der Cuticula schließen darf.

Das Plasma ist so dicht von den Körnern erfüllt, daß es nur im helleren Protomerit jüngerer Individuen als eine wasserklare, hyaline Flüssigkeit zu erkennen ist (Fig. 16).

Wenn bei einer Behandlung mit Wasser und Speichel das Epimerit sich von der Gregarine ablöst, so quillt an der jetzt offenen Ansatzstelle aus dem Protomerit eine kugelige, schnell wachsende wasserklare Blase hervor, in welche bei dieser Gregarine meist auch der Körnerinhalt jenes Abschnittes hineinströmt, um bei dem alsbald stattfindenden Platzen der Blase mit deren flüssigem Inhalt zerstreut zu werden, worauf die Gregarine ab-

---

1) Vergl.: Über die primitiven Ortsbewegungen der Organismen von Dr. JOH. FRANZEL. Biolog. Centralblatt, Bd. 11, Nr. 15 und 16, p. 465 ff.



stirbt. Dieser Vorgang sei deswegen betont, als er uns nachher noch mehrfach wird beschäftigen müssen. Er äußert sich namentlich an jüngeren Individuen mit noch großem Epimerit.

Bei Behandlung mit Essigsäure entsteht im Plasma die bekannte Trübung, welche so intensiv ist, daß der ursprünglich sichtbare Kern völlig verdeckt wird. Ein wenig später erst macht sich die Quellung des Protocollagens bemerkbar, ohne aber einen so hohen Grad wie bei der *Gr. statirae* zu erreichen. Folgt auf jene Säure Salpetersäure, so geht ein großer Teil der Trübung in Lösung — wie natürlich auch die Paraglykogenkörner — und es bleibt ein sehr bestimmtes Maschenwerk übrig, das sich auch hier besonders schön um den Kern herum abhebt (Fig. 19), wo die Hauptstränge des Alveolins wie Radien ausstrahlen, um sich spitzwinklig zu verästeln. An den Verästelungsstellen sind die Knotenpunkte sehr deutlich, eine Wirkung, die auch durch Salpetersäure für sich allein in konzentriertem oder verdünntem Zustand erreicht wird, namentlich bei vorhergehender Jodbehandlung. Im Protomerit indes ist das Maschenwerk sehr undeutlich, vielleicht weil dort nur wenig Alveolin vorhanden. Folgt endlich das Jod der Salpetersäure, so färben sich die Fäden schwach gelblich, eine Farbe, welche bei Sublimatzusatz rasch verschwindet, als Beweis, daß das Jod nur ganz lose gebunden ist.

Ein Teil der Maschenknotenpunkte besteht aus Fett, wie die Löslichkeit zeigt; dasselbe ist auch im Protomerit in größeren und zahlreicheren Tröpfchen vorhanden, die jedoch keiner bestimmteren Anordnung unterworfen zu sein scheinen.

Wirkt nur Essigsäure und darauf Jod ein, wobei die Körner rotbraun gefärbt werden, so macht sich im Protomerit, namentlich jüngerer Individuen, eine gelbliche Grundfärbung bemerkbar, welche nicht in verdünnter, dagegen wohl in konzentrierter Salpetersäure verschwindet. Da sie im Deutomerit erheblich schwächer ist, so kann man folgern, daß echtes Albumin, niedergeschlagen in feinen Körnchen, ungelöst in verdünnter, gelöst in starker Salpetersäure, reichlicher im Protomerit als im Deutomerit vorhanden ist, welches letzteres vielmehr in höherem Maße als Ablagerungsort für die Paraglykogenkörner dient.

Diese Körner sind hier bei auffallendem Licht von rein weißer Farbe und besitzen bei durchfallendem Licht bei weitem nicht den Glanz und das Feuer wie die Körner von *Gr. statirae*, woher es kommt, daß sogar das Kernmorulit so deutlich zu sehen ist, da es stärker glänzt. Im übrigen sind sie recht grob, stark

runzelig, abgerundet eckig und dicht gedrängt, und zwar hinsichtlich des Deutomerits sowohl bei jüngeren (Cephalonten) wie bei reiferen Individuen (Sporonten) (Fig. 16, 17). Bei den letzteren ist zwar auch das Protomerit dicht erfüllt (Fig. 17), doch so, daß sich ein Teil des Körnerinhaltes als Fett erweist. Der gleiche Körperabschnitt jüngerer Cephalonten ist im Gegensatz hierzu hell und gleichmäßig durchsetzt von durch Zwischenräume getrennten Körnern (Fig. 16), eine Erscheinung, welche sich bei zunehmender Reife schon im Cephalontenstadium ausgleicht (Fig. 18).

Läßt man auf die Körner unmittelbar Jod einwirken, so nehmen sie eine mahagoniartige oder braunrote Farbe an, ohne glasig aufzuquellen und ohne erkennbaren Stich ins Violette. Wird nun starke Salpetersäure hinzugefügt, so wird die ganze Masse tiefdunkelbraun, etwa wie Sepia, worauf die Körner ohne zu quellen und mit gleichzeitigem Verlust der Farbe verschwinden, indem sich das Jod in Krystallform niederschlägt. Auch hier ist eine violette Verfärbung nicht vorhanden, ein Zeichen, daß durch die starke Säure die Paraglykogensubstanz sofort chemisch verändert wird. Recht auffällig ist nur die tiefdunkelbraune vorangehende Jodfärbung, die vielleicht so zu erklären ist, daß die Paraglykogen-Jodverbindung umgeformt wird in salpetersaures Paraglykogen, welches sich mit Jod nicht verbindet, wobei eine Zwischenstufe momentan entsteht, die mit Jod eine dunkelbraune Verbindung bildet. Nach dieser Behandlung, welche von einer Quellung des Protocollagens begleitet wird, bleibt außer Fett, wie wir sahen, nur noch das Alveolin zurück.

Wenn die Jodfärbung mit Essigsäure kombiniert wird, so erhalten die Körner dieselbe braunrote Farbe, in ganz gleicher Weise wie bei reiner Jodeinwirkung. Das essigsaure Paraglykogen verhält sich hierin demnach wie das reine Paraglykogen, während wir bei *Gr. statirae* doch einen gewissen Unterschied finden. Wird aber nun verdünnte Salpetersäure hinzugesetzt, so macht sich eine schon bei jener Gregarine konstatierte Reaktion geltend. Die Körner, jetzt etwa als essigsaures Jod-Paraglykogen zu bezeichnen, lösen sich nun langsam, wobei eine schöne rotviolette Lösung zurückbleibt, ein Zeichen, daß eine chemische Veränderung dieser Paraglykogenkombination nicht eintritt. Diese rotviolette Farbe im Deutomerit mischt sich mit der gelblichen Eiweißjodfarbe im Protomerit. Erst eine stärkere Salpetersäure ist endlich imstande, die salpetersaure Essig-Jod-Kombination des Paraglykogens zu zerspalten, so daß das Jod ganz austritt, was auch geschieht,

wenn anstatt jener konz. Säure Sublimat angewendet wird. Da die verdünnte Salpetersäure wohl eine Lösung, nicht aber eine Quellung der Körner verursacht, so sieht man, daß die Jodreaktion, auch ohne diese eintreten kann. Eine Vergleichsprobe mit Schwefelsäure läßt jedoch bei der *Gr. bergi* wie bei den übrigen Gregarinen eine solche Quellung nicht vermissen.

Der Kern unserer Gregarinen hat keine ganz bestimmte Lage, zieht indes im allgemeinen den hinteren Teil des Deutomerits vor, wo er bald mehr central (Fig. 16), bald mehr seitlich zu finden ist. Wie das Plasma überhaupt keine erkennbaren Strömungen ausführt, so bleibt auch der Kern ruhig an seinem Orte liegen. Er stellt ganz wie derjenige von *Gr. statirae* ein kugeliges, wasserhelles Bläschen von ca. 0,025 mm im Durchmesser dar, im Innern bald central, bald mehr peripherisch ein einziges Körperchen mit den Charakteren eines Morulits bergend, dessen Durchmesser ca. 0,01 mm beträgt.

Da Kern sowohl wie Morulit in allen Fällen deutlich hervorsichimmern, so läßt sich ihr Verhalten während der Lebensthätigkeit der Gregarine recht gut verfolgen, wobei aber niemals irgend welche Bewegungserscheinungen, Gestaltsveränderungen oder dergleichen zu konstatieren sind. Das Morulit im besondern verharret in absoluter Starrheit.

Bei Einwirkung von Essigsäure wird die sehr feine Kernmembran deutlich und das Morulit sehr trübe. Sonst jedoch entstehen nur ganz geringe Granulationen in dem klar bleibenden Kernsaft. Starke Salpetersäure hingegen löst das Morulit völlig auf, so daß eine ziemlich feine Trübung im Kernsaft restiert, während die Kernmembran ungelöst bleibt und nur unregelmäßig einschrumpft. Verdünnte Salpetersäure oder besser eine Kombination solcher mit Essigsäure greift das Morulit kaum an, woraus wohl auf Nuclein zu schließen ist, wie auch im Kernsaft eine ziemlich dichte feine Granulierung bleibt, bestehend aus einem sehr undeutlichen Netzwerke mit feineren und etwas gröberen Punkten. Wird sodann stärkere Salpetersäure mit Essigsäure kombiniert, was wir schon bei *Gr. statirae* thaten, so verändert sich das Morulit gerade wie dort in stärkerem Grade, wird matter und grobkörniger (Fig. 19).

Da die Kernmembran auch in starker Salpetersäure unverändert bleibt, genau so wie die Zellcuticula, so liegt hierin eine weitere Übereinstimmung mit den bei *Gr. statirae* gewonnenen Resultaten. Vergleicht man ihre Eigenschaften mit histologischen

Elementen höherer Metazoen, so wird man in den elastischen Fasern und Membranen der Arthropoden (Darm), der Wirbeltiere (Arterien, Lunge etc.) etc. die nächsten Analoga finden, weshalb wir die bei den Gregarinen vorliegende Substanz als Protoelastin bezeichnen wollen, ohne damit ihre Übereinstimmung in Cuticula und Kernmembran auszudrücken, wie auch weiterhin die Zugehörigkeit der Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit noch zweifelhaft bleiben soll.

Diese Scheidewand spannt sich bei der *Gr. bergi* als zarte Membran fast ohne Konvexität zwischen diesen beiden Meriten aus (Fig. 16, 17, 18). Vor allem ist sie viel dünner als die Cuticula.

Ich halte es dagegen für sehr zweifelhaft, daß auch das Epimerit, dem wir uns jetzt zuwenden, durch eine solche Membran von dem Protomerit abgegrenzt sei, wie AIMÉ SCHNEIDER es wollte oder doch bildlich darstellt (Protozoa I, p. 515 und Taf. 36, Fig. 14 u. 37, Fig. 8a). Ich kann nur sagen, daß ich sie niemals gesehen habe, wie auch gegen ihr Vorhandensein das oben erwähnte Austreten des Plasmas aus der Öffnung des Protomerits spricht.

Im allgemeinen findet man nicht allzuviel Angaben über das Epimerit, so daß es scheint, als wenn viele Polycystideen keinen solchen Apparat besitzen. Die nachfolgenden Mitteilungen werden es aber nicht unwahrscheinlich machen, daß in manchen Fällen wenigstens das Epimerit während der Präparation verloren gegangen sei, da es zu seiner guten Erhaltung absolut notwendig ist, die Gregarinen einzig und allein im Darmsafte ihrer Wirte zu untersuchen, eine Regel, die kaum in allen Fällen streng befolgt sein mag. So vermißte ich das Epimerit im allgemeinen bei den Seegregarinen, die ich oft in verdünntem Seewasser präparierte, während die von ECKER und KÖLLIKER beschriebene *Gr. balani* einen „verkehrt eiförmigen unbewaffneten Rüssel“ erkennen ließ, so daß ich die Vermutung nicht ganz unterdrücken kann, es sei B. SOLGER, der ja teilweise wenigstens auch in Seewasser beobachtete, dieser Rüssel vielleicht entgangen.

Die Bedeutung des Epimerits der Gregarinen wird mit Recht in seiner Funktion als Haftapparat gesucht, der ich noch die eines Saugapparates (Rüssel KÖLLIKER's) hinzufügen möchte. Sobald die Gregarinen sich konjugieren wollen, bedürfen sie dieses Apparates nicht mehr; er geht verloren. Alle früheren Beobachter sind nun einmütig der Meinung, daß hier eine „Verstümmelung“ vorliege:

„das heißt das Abwerfen des Haftapparates“ (Protozoa I, p. 526), wie es von V. SIEBOLD, STEIN, FRANTZIUS und namentlich AIMÉ SCHNEIDER vielleicht weniger direkt beobachtet, als vielmehr erschlossen worden ist. Deshalb sagt BÜTSCHLI vorsichtig auch nur (p. 527): „Das Abwerfen der Haftapparate scheint stets in der Weise vor sich zu gehen, daß dieselben thatsächlich von dem Protomerit . . . . losgelöst werden und hierauf sehr rasch in definitiven Zerfall übergehen.“

Auch mir erschien diese Deutung durchaus zulässig, zumal als ich unter Außerachtlassen der schon genannten Vorsichtsmaßregel das Ablösen des Epimerits mit eigenen Augen vor sich gehen sah. Andere Befunde widersprachen dem aber völlig, so daß ich in diesem Ablösen nur noch einen pathologischen Vorgang anerkennen kann. Eine Selbstverstümmelung der Tiere scheint wohl niemals oder doch sehr selten eine freiwillige Operation zu sein, begründet in ihrem Wesen und in ihrer Organisation. Früher sprach man zwar leichthin von einem Abwerfen der Gliedmaßen<sup>1)</sup> mancher Arthropoden oder des Schwanzes der Eidechsen und Kaulquappen, ohne im letzteren Falle aber stets auf die Korrektheit dieses Ausdruckes Gewicht zu legen, was oft genug zu Mißverständnissen geführt hat.

Wenn ein freiwilliges Abschnüren des Epimerits in der von BÜTSCHLI angedeuteten Weise stattfände, so müßte es im Übergange aus dem Cephalonten- in das Sporontenstadium am häufigsten zu beobachten sein. Ferner müßte es, da es ein normaler Vorgang sein soll, stets unter normalen Verhältnissen auftreten. Es ist aber keins von beiden thatsächlich der Fall, wie ich mich sowohl hier wie auch bei anderen Gregarinen überzeugt habe (*Gr. blaberae* und *Pyxinia crystalligera*.)

Beobachtet man jüngere und etwas ältere Individuen von *Gr. bergi* in reinem Wasser oder in einem Gemisch von Wasser und Speichel oder in schwacher Salzlösung, so sieht man die Ablösung des Epimerits besonders bei den ersteren und zwar so, wie es oben schon kurz angegeben ist, indem sich nämlich zwischen seiner Ansatzstelle und dem Protomerit eine sehr zarte, ganz

---

1) Dieses wirkliche Abwerfen z. B. der Springbeine der Heuschrecken oder der Füße der Krebse ist ein reflektorischer Akt der Notwehr und wird keineswegs aus purem Vergnügen oder „in der Wut“ ausgeführt, etwa nach dem Bibelwort: „Ärgert dich dein Auge, so reiß' es aus und wirf es von dir“.

hyaline Blase hervorwölbt (vergl. Fig. 38), welche aus der Öffnung des letzteren entspringt und am entgegengesetzten Pol das Epimerit trägt, das entweder alsbald abfällt oder gleichzeitig mit dem Platzen dieser Blase verloren geht. In reinem Wasser bemerkte ich hier wie auch bei anderen Gregarinen weiter nichts, außer daß auch das Epimerit stark aufquoll; in Speichel hingegen trat auch ein Teil des Körnerinhaltes heraus, wie schon angegeben. Allemal gingen ferner die Gregarinen unter solchen Umständen zu Grunde, ein Hinweis darauf, wie unnatürlich die Ablösung jenes Organes ist. Reifere Cephalonten, welche, wie wir noch sehen werden, ein sehr viel kleineres Epimerit tragen, verhielten sich in den meisten Fällen viel resistenter und verloren dies nicht, ein Resultat, welches gerade umgekehrt ist, als wie man erwarten sollte. Denn man sollte doch ein Festersitzen desselben vor allem bei jungen Individuen erwarten, welche des Haftapparates in höherem Grade bedürfen als ältere.

Es ist sehr schwierig, diese Gregarine im Darmsafte des Wirtes zu präparieren, in Anbetracht seiner großen Kleinheit. Daher mußte ich mir so aushelfen, daß ich zu einem Präparat mehrere Käfer opferte, um die genügende Flüssigkeitsmenge zu erhalten. Das Resultat war nun insofern überraschend, als sämtliche Cephalonten ihr Epimerit behielten. Sie verlieren es mithin gar nicht unter normalen Verhältnissen, ein Schluß, gegen den man vielleicht einwenden würde, daß dies für gewöhnlich auch so sein müsse und daß unter diesen Verhältnissen normalerweise eben nur das Epimerit großer Cephalonten abgestoßen werde, was offenbar viel seltener zu beobachten sei.

Hiergegen spricht aber eine weitere Beobachtung, welche schon bei der *Gr. statirae* gemacht worden war, wo das Epimerit herangewachsener Exemplare, wie gezeigt worden, stets ganz auffällig kleiner als das noch festsitzender jüngerer ist (vergl. Fig. 2, 8, 12). Genau dieselbe Beobachtung läßt sich nun auch hier wiederholen, wenn nur, was notwendig ist, im Darmsafte präpariert wird; und da sich ihr das Gleiche bei den beiden später zu besprechenden Gregarinen anschließt, so zweifle ich nicht mehr, hierin die wahre Ursache des Epimeritverlustes suchen zu müssen.

Meist erblickt man zwar nur Cephalonten mit großem Epimerit und Sporonten ohne ein solches. Hin und wieder aber trifft sich ein mittleres Exemplar (Fig. 18), auf dem Protomerit mit einem ganz kurzen Stummel versehen, der nur der reduzierte Überrest des einstmals großen Epimerits (Fig. 16) sein kann.



... das die Fressapparate berührt also ganz unzweideutig  
... Resorption derselben, die wahrscheinlich  
... nicht mehr weiter geht, jedenfalls sofort nach  
... Resorption, welche in der des  
... in Analogon findet und eine zweck-  
... als das Fortwerfen eines Körper-  
... große Gefahr mit sich brächte,  
... mit der offenen Stelle am Pro-  
... werden würden, wie wir es an dem  
... ja bereits gesehen haben. Von  
... Epimerit jedoch können  
... zusammengeschumpfter  
... nach vorne hin absperre und  
... ausgebe.

... ob die Membran des Epi-  
... wie das Protoelastin der Cuticula  
... sehr viel feiner und zarter, sowie  
... öfters ein wenig knitterig  
... Epimerits birgt eine fast homogene  
... und sonstige körnige Ein-  
... der Membran bemerkt man stets  
... großer Kügelchen von unbe-  
... weniger stark als das Paragly-  
... Die Gestalt des Epimerits ist in  
... zwiebelartige, später eine eben-  
... mit einer erheblichen Einschnürring  
... bauchig erweitert wird, um sich  
... zu enden.

... Erscheinungen habe ich bei  
... überhaupt nichts, was auf  
... geeignet wäre. — Die MAL-  
... waren frei von Parasiten.

3. *Gregarina panchlorae* nov. spec. (Fig. 20).

Abends bei Lampenschein kamen mir hin und wieder im Januar einige Exemplare einer Schabe, *Panchlora exoleta* KLUG. zugeflogen, welche im Mitteldarm öfters die nachfolgenden Gregarinen beherbergten.

Lang und schmal-cylindrisch. Protomerit und Deutomerit gleichmäßig von Körnern erfüllt; kein Sarkocyt. Kern mit einem Morulit. Zu zwei Individuen konjugiert.

Vorkommen: Mitteldarm von *Panchlora exoleta*. — Córdoba, Argentinien.

Von dieser Gregarine habe ich nur Sporonten und zwar meist im konjugierten Zustande angetroffen. Die Länge eines Einzelieres betrug ca. 0,18 mm; die Breite, verhältnismäßig gering, war ca. 0,03 bis 0,035 mm. In ihrer Form stimmen alle Individuen überein; indem sie fast genau cylindrisch, ohne irgend welche Anschwellungen und sowohl vorn wie auch hinten halbkugelig abgerundet sind. Um einen Vergleich zu ziehen, so möchte man in der Gestalt einer *Gr. dromiae* oder *Gr. caprellae* (See-gregarinen, Taf. 26, Fig. 49, 63) eine gewisse Ähnlichkeit antreffen.

Nur das hintere Individuum weicht insofern davon ab, als es sich mit seinem Protomerit handschuhfingerartig über das Hinterende des ersten Individuums geschoben hat, eine Erscheinung, die wohl auch hier in der andrängenden Kraft des hinteren ihre Erklärung finden mag und die vielleicht gleichfalls auf einer molekularen Anziehung beruht, welche beide Konjuganten aufeinander ausüben (Fig. 20).

Die Outicula der *Gr. panchlorae*, überall von gleichmäßiger Dicke, ist doppelt konturiert, derb, glänzend und ohne irgend welche Skulpturierung. Ich vermochte wenigstens keine Streifung zu bemerken, trotzdem der Körnerinhalt sie zu verdecken nicht imstande sein sollte.

Der Körperinhalt sowohl des Proto- wie auch des Deutomerits besteht aus recht groben Körnern, die zwar das Plasma allseitig erfüllen, aber doch nicht so völlig eng gedrängt liegen, um den Kern zu verdecken, wie bei *Gr. statirae*. Sie erstrecken sich bis dicht unter die Cuticula, ohne für ein Ektoplasma, Sar-

kocyt, Fibrillen etc. irgend welchen Raum zu lassen. Bei auffallendem Lichte erscheinen die Gregarinen wie auch die einzelnen Körner nicht, wie es sonst gewöhnlich, hell, sondern vielmehr dunkel und bei durchfallendem Licht sind sie auch äußerst blaß und wenig glänzend, ein Verhalten, in dem ein merkwürdiges Abweichen von den meisten Gregarinen liegt, gleichzeitig demonstrierend, wie verschieden das Aussehen der Paraglykogenkörner sein kann. Der Inhalt des Proto- unterscheidet sich durchaus nicht in Größe, Anordnung etc. der Körner vom Deutomerit. Die ebenso gedrängt liegenden Körner verteilen sich ebenso gleichmäßig.

Auch die Reaktion derselben zeigt einige Abweichungen, so daß man, verleitet durch ihr Aussehen, einen etwas gequollenen Zustand der Körner vermuten sollte. Bei Jodbehandlung entsteht nämlich schon innerhalb der Zelle eine deutliche violette Färbung, während sie an anderen Orten doch einen brauneren Ton zeigt.

Den bläschenförmigen Kern traf ich meist im vorderen Teile des Deutomerits an. Er hat einen Durchmesser von ca. 0,018 bis 0,02 mm und birgt auch hier einen maulbeerförmigen, trübe-gelblich glänzenden Körper, ein Morulit, dessen Größenverhältnis das nämliche wie bei den vorher besprochenen Gregarinen<sup>1)</sup> ist ( $d = \text{ca. } 0,009 \text{ mm}$ ). Das Plasma der *Gr. panchlorae* strömt nicht und der Kern liegt ruhig und ohne Eigenbewegung, sowohl seiner selbst wie seines Morulits.

Das Schicksal der Syzygien ist noch völlig dunkel und eine Excystierung und Weiterentwicklung nicht beobachtet.

---

#### 4. *Gregarina blaberae* nov. spec. (Abbild.: Fig. 21 bis incl. 33).

Groß. — Länglich eiförmig (Sporont) bis länglich walzenförmig (Cephalont und Embryo). Proto-merit halbkugelig oder fast kugelig, vorne hell

---

1) Es ist bei *Gr. bergi* noch hinzufügen, daß das Morulit jüngerer Cephalonten meist relativ kleiner als in einem Sporonten war. Dieser Körper spielt vielleicht seine Hauptrolle erst bei der Fortpflanzung.

und körnerfrei. Cephalont mit langem, kegelförmigem Epimerit. — Cuticula mit punktierten längsschiefverlaufenden feinen Streifen. — Ektoplasma mit Sarkocytfibrillen und dazwischen mit Punktreihen, letztere auch im Protomerit.

Habit.: Mitteldarm von *Blabera claraziana* und Verwandten, Córdoba, Argentinien.

In ihrer Gestalt schließt sich diese Gregarine sehr an *Gr. statirae* an, ohne indessen jemals so dick und plump zu werden. Merkwürdig ist, daß die allerjüngsten Formen, die wir wegen des Fehlens des Epimerits als Embryonen bezeichnen wollen, in ihrer Figur einem reifen Sporonten völlig ähneln (Fig. 21, 23). Erst später strecken sie sich und dann gleich ganz gewaltig in die Länge, so daß sie im letzten Embryonalstadium relativ und absolut genommen schlanker als ursprünglich sind (Fig. 22), um später wieder ein beträchtliches Dickenwachstum nachfolgen zu lassen (Fig. 24). Das soeben Konstatirte bezieht sich auf beide Meriten in gleicher Weise: das Protomerit ist erst halbkugelig (Fig. 21), streckt sich darauf lang aus (Fig. 22) und verkürzt und verbreitert sich so, daß es schließlich mehr oder weniger in eine höhere oder flachere Halbkugel übergeht.

Die jüngsten, übrigens schon mit einer Scheidewand versehenen Embryonen, welche ich auffand, waren ca. 0,035 mm lang und ca. 0,02 mm breit (Fig. 21); die langen Embryonen hingegen hatten die respektable Länge von 0,3 mm bei einer Breite von 0,018 bis 0,02 mm. Ein großer Cephalont maß auch 0,3 mm (L.) und 0,06 mm Br.), ein Sporozont endlich: Länge = ca. 0,5 mm und Breite = ca. 0,15 mm.

Diese Gregarine kann mithin eine recht stattliche Größe erreichen, zumal wenn man das Epimerit mitrechnet, welches etwa halb so lang wie die beiden anderen Meriten zusammengenommen wird (Fig. 24).

Das Protomerit ist immer relativ groß und verschwindet auch in den reifsten Stadien nicht. Doch ist es in dieser Richtung bei den Embryonen mehr entwickelt als bei den Sporonten. Es ist hier bei einem vorderen Konjuganten schmaler als das Deutomerit (Fig. 23), bei dem hinteren Konjuganten indessen ebenso breit wie dies, aber flacher als das vordere Protomerit. Die größte Breite des Deutomerits liegt mehr nach vorn.

Der Querschnitt der *Gr. blaberae* ist immer ein mehr oder weniger kreisförmiger.

Die Cuticula ist dick und bei großen Tieren doppelt konturiert (Fig. 25, 28), bei den Embryonen jedoch sehr zart (Fig. 21, 22). Überall zeigt sie eine gleichmäßige Dicke, mit Ausnahme des Protomerits des hinteren Konjuganten, wo sie oft erheblich verdickt ist, namentlich dort, wo sie eine Falte bildet (Fig. 25). Am hinteren oder vorderen Ende trägt sie keine Einkerbungen, Leisten etc. Bei den Embryonen ist sie ferner ohne jede Skulptur und erst ungefähr mit dem Auftreten des Epimerits bildet sich die bekannte Längsstreifung aus, die aber so fein ist, daß sie erst mit Reagentien, z. B. mit Alkohol, Sublimat u. s. w. deutlich hervortritt. Bei einer durch Essig- oder Salpetersäure hervorgerufenen Quellung des Protocollagens im Plasma wurde sie meist noch deutlicher gemacht, schien aber einmal bei einer sehr starken Ausdehnung der Cuticula zu verschwinden.

Man sieht deutlich, daß die Skulptur der äußeren Oberfläche angehört; doch wage ich nicht zu entscheiden, ob hier eher Rillen, also Vertiefungen, oder Leistchen, Erhöhungen, vorliegen, da die Höhenunterschiede hier gar zu feine sind. Doch sind sie am Protomerit etwas deutlicher, weshalb sich unter günstigen Umständen hier vielleicht das richtige Verhältnis feststellen ließe.

Sowohl am vorderen (Fig. 31) wie auch am hinteren Pole der Gregarinen laufen alle Streifen in einem Punkte zusammen. Sie nehmen aber, vom Protomerit abgesehen, eine etwas schiefe Richtung, eine steile Schraubenlinie an (Fig. 32), wie schon für *Gr. statirae* festgestellt worden war. Während indessen im allgemeinen die Skulptur der Gregarinencuticula nur geschlossene (nicht unterbrochene) Linien erkennen läßt, so bestehen diese hier in Wahrheit aus ganz feinen, etwas länglichen Pünktchen, in ihrer Aneinanderreihung mithin gebrochene Linien darstellend (Fig. 31), was besonders nach einer durch Essig-Salpetersäure bewirkten Ausdehnung der Cuticula schön zu sehen ist, wobei die Streifen, mehr auseinanderrückend und durch den Körnerinhalt nicht mehr verdeckt, schärfer zu Tage treten.

Betrachtet man ein lebendes großes Sporontenindividuum, so kann man die beiden Grenzlinien (Konturen) der Cuticula im optischen Schnitt unterscheiden, die aber die Verschiedenheit darbieten, daß sich die äußere viel schärfer als die innere markiert (Fig. 25, 26, 28). Zweierlei Ursachen könnte man dafür angeben. Erstens hat offenbar das äußere Medium, der Darmsaft, ein anderes Lichtbrechungsvermögen als das Plasma der Gregarine, so daß sich mithin die äußere Grenzlinie schärfer als die innere ab-

hebt, wie wir dies schon in ähnlicher Weise bei großen Exemplaren von *Gr. statirae* gefunden hatten. Zweitens aber könnte die Zusammensetzung der Cuticula eine andere sein an ihrer äußeren Oberfläche als an der inneren, weshalb sie dort einen stärkeren Glanz als hier haben würde. — Welche von diesen beiden Erklärungen nun mehr für sich hat, möchte deswegen nicht entschieden werden, als mir scheint, daß beide ihre Berechtigung haben und hier zusammenwirken mögen, wie bei der Besprechung der nächstfolgenden Gregarinen genauer erläutert werden soll.

Das chemische Verhalten der Cuticula ist wie folgt:

Etwa 25-prozentige Essigsäure bewirkt durch Quellung im Plasma eine leichte Dehnung der Cuticula, der bei Wasserzusatz wieder eine elastische Zusammenziehung folgt, wie man noch nach mehrstündiger Wirkung der Säure sehen kann, ein Zeichen, daß innerhalb dieser Zeit eine Umänderung des Protoëlastins noch nicht stattgefunden hat. Auch bei der jetzt durch starke Essigsäure erneuerten Quellung nimmt die Cuticula in unveränderter Weise teil, wobei es sehr zweifelhaft bleibt, ob die für *Gr. statirae* festgestellte Verwandlung gleichfalls hier Gültigkeit hat.

Wird eine Gregarine mit starker Salpetersäure behandelt, wodurch hier eine sehr starke Aufquellung bewirkt wird, namentlich nach vorausgehender Behandlung mit Essigsäure, so dehnt sich auch die Cuticula sehr stark, um dann, wenn das Maximum ihrer Dehnbarkeit erreicht ist, zu platzen. Die des Protomerits platzt hierbei jedoch nicht so leicht, teils weil sie zuweilen etwas verdickt ist, teils weil jedenfalls der Druck in diesem Körperteil kein so großer wird, da die quellende Masse ein geringeres Volumen hat als im Deutomerit. Sei sie indessen geplatzt oder nicht, so erweist sich die Cuticula noch nach mehrstündiger Einwirkung von konz. Salpetersäure vollkommen unverändert, was man auch von ihrer Längsstreifung behaupten darf, die selten deutlicher ist (Fig. 31).

Die Scheidewand zwischen den beiden Meriten ist auch hier eine dünne Membran, welche sich bei den Embryonen, wo sie bedeutend früher als das Epimerit auftritt — im Gegensatz zu *Gr. statirae* —, in ebener Fläche ausspannt (Fig. 21, 22). Bei den Cephalonten wölbt sie sich zuweilen etwas vor, zuweilen etwas zurück (Fig. 24, 28), jedoch immer nur in flacher Kuppe. Die Druckunterschiede in beiden Meriten können daher keine erheblichen sein.



Bei der oben angewendeten chemischen Behandlung der Cuticula ergibt sich für diese Scheidewand ein ganz genau übereinstimmendes Verhalten: sie ist in hohem Grade dehnbar und wird weder durch Essig- noch Salpetersäure sichtbar verändert und angegriffen. Dem im Deutomerit durch Quellung bedingten Drucke widersteht sie in hohem Grade und wölbt sich zumeist in das Protomerit hinein, ohne so leicht zu platzen wie die Cuticula, trotzdem sie doch erheblich dünner ist. Alles dies giebt weitere Gründe ab für die Zuziehung der Scheidewand zu den cuticularen Gebilden, zu dem Protoëlastin.

Das Plasma der *Gr. blaberae* ist in einem Grade differenziert, wie es kaum bei irgend einer schon bekannten Gregarine der Fall sein dürfte. Während nämlich im Ektoplasma gewöhnlich nur eine Sarkocytlamelle und in dieser bei manchen Formen, z. B. bei *Porospora gigantea* v. BEN., *Aggregata portunidarum* FRENZ. u. a., eine Fibrillenschicht entwickelt ist, so tritt hier, wie vermutlich auch bei *Gr. statirae* und unzweideutig bei der nachfolgenden *Pyxinia crystalligera* ein neues Strukturelement hinzu, nämlich ein System von Punktreihen, das ich aber, um es hier noch hervorzuheben, bei der *Gr. bergi* und *Gr. panchlorae* durchaus vermißte. Wenngleich es also nicht unwahrscheinlich auch bei anderen Formen wird nachgewiesen werden können, so wird es gemeinhin wohl kaum häufiger sein, als jene Fibrillenschicht, mit welcher es aber, wie die *Pyxinia crystalligera* lehrt, nicht etwa in inniger und abhängiger Beziehung steht.

Um über das Vorhandensein der Punktreihen an anderen Orten ins klare zu kommen — sie mochten mir früher entgangen sein — revidierte ich einige Balsampräparate von Seegregarinen, ohne aber, so bei *Gr. salpae*, etwas Sicheres zu konstatieren. Nur bei einem gleichfalls alten Präparat von *Stylorhynchus*, fixiert mit Osmiumsäure 1% und gefärbt mit Karmin, sah ich eine mir noch ganz unbekannte Erscheinung. Die Cuticula zunächst hob sich deutlich ab, die feine Längsstreifung zur Schau tragend. Die Paraglykogenkörner des Deutomerits, an einigen Stellen zum großen Teil verschwunden, lagen an anderen Stellen wie zu Klumpen zusammengeklebt. Zwischen ihnen, sowohl im Ekto- wie im Entoplasma beider Meriten sah ich nun in regelmäßiger Verteilung, fast wie die Knötchen eines feinen Maschensystems, ganz kleine dunkle Pünktchen, durch Osmiumsäure leicht gebräunt und durch Karmin gefärbt. Da sie gut glänzten, so hätte ich sie für Fett gehalten, wenn dasselbe nicht in ungefärbten größeren und schwär-

zeren Tröpfchen<sup>1)</sup> dagelegen hätte. Jene bildeten ferner im optischen Schnitt längs der Cuticula eine ziemlich regelmäßige Reihe, wie wir sie in vollkommener Form im folgenden sehen werden, wo auch eine Deutung dieser Gebilde versucht werden soll.

Obgleich bei den Gregarinen wohl selten eine scharfe Trennung von Ekto- und Entoplasma möglich ist, so möchte ich doch, wie schon eingangs bemerkt, auch hier im Anschluß an BÜTSCHLI eine solche im Prinzip aufrecht erhalten wissen, wenn schon oft genug nichts anderes zur Erscheinung als eine Art Metaplasma im Sinne AIMÉ SCHNEIDER's kommt, das wahrscheinlich dem Hyaloplasma LEYDIG's u. a. gleichzustellen ist. Es giebt aber, um an das weiter oben Gesagte anzuknüpfen, Organismen, wo das letztere deutlich in zwei Regionen geschieden ist, so etwa bei den Vampyrellen, wohl auch bei den Nuklearien und, wie an anderen Orten<sup>2)</sup> gezeigt werden soll, bei manchen Amöben, wo beide Plasmen völlig hyalin und fast körnchenfrei sind. (*Amöba pellucida* FRENZ.)

Bei unserer Gregarine findet nun auch keine so scharfe Trennung beider Regionen statt, daß sie sich etwa durch verschiedenen Glanz oder verschiedene Dichtigkeit scharf sondern. Allein ich möchte mit LANKESTER, E. VAN BENEDEN und BÜTSCHLI (*Protozoa*, I, p. 511) annehmen, daß „angesichts des ganz allmählichen Uebergangs der beiden Plasmaregionen . . . sich die Konsistenz des Ektoplasmas nach Innen mehr und mehr verringert, bis sie allmählich in die relativ flüssige des Entoplasmas übergeht.“ Dagegen hat AIMÉ SCHNEIDER insofern Recht, als der Nachweis des verschiedenen Flüssigkeitszustandes der einzelnen Regionen durchaus nicht überall gebracht ist, und wahrscheinlich auch nur auf größere und weiterdifferenzierte Gregarinen beschränkt sein wird.

Einen schon im lebenden Tiere nachzuweisenden Ausdruck findet jene Regionenbildung, wie bekannt, einmal in Strömungserscheinungen, ein anderes Mal in der Lagerung der Paraglykogenkörner. Jedoch auch diese Strömungen haben eine recht beschränkte Verbreitung, während sie doch für Rhizopoden und Ciliaten so charakteristisch sind. So sind sie auch bei der *Gr. blaberae* nicht

1) Wie P. MAYER und später ich fanden, wird die Osmium-Fettverbindung nicht oder wenig durch Fettlösungsmittel angegriffen.

2) Diese „Untersuchungen“, Vorläufiger Bericht, Taf. I, Fig. 1 und 2, sowie: diese „Untersuchungen“ Erster Teil: Die Protozoön, Eine Monographie etc., I. u. II. Abteil., S. 29. Bibliotheca zoologica, Heft 12.

wahrzunehmen, wovon natürlich ganz zarte, fast als ein Postulat zu betrachtende Strömungen und Molekularbewegungen, auch wenn nicht unmittelbar sichtbar, nicht ausgeschlossen werden dürfen. Dahingegen ist die, eine mehr oder weniger ausgesprochene centrale Säule bildende Anhäufung der Paraglykogenkörner hier oft ebenso bestimmt lokalisiert, wie z. B. bei einer Porospora oder bei *Gregarina clausi*. Dies trifft erstens im Protomerit zu, wo der Körnerhaufen stets eine hintere Halbkugel bildet, und zweitens auch nicht selten im Deutomerit, namentlich, wie zu erwarten, jüngerer Individuen, ohne daß hier aber die Sonderung des körnerhaltigen vom körnerfreien Plasma jemals so bestimmt wird, wie an jenem Orte (Fig. 23, 24, 28, 33).

Tritt in der Außenschichte des Ektoplasmas eine scharfe, körnchenfreie, lamellenartige Absonderung ein, so benennt man sie, wie bekannt, als Sarkocyt (AIMÉ SCHNEIDER), in welchem sodann als weitere Differenzierung die ringförmigen Fibrillen entstehen können. Während man aber anzunehmen scheint, daß dies nicht ohne das Vorhandensein des ersteren geschehen kann (Protozoa, I, p. 512 und 513), so glaube ich doch, diese Fibrillen auch dort angetroffen zu haben, wo ein gesondertes, lamellenartiges Sarkocyt nicht hinreichend sicher markiert war, wie ich in derselben Weise bei der uns vorliegenden *Gr. blaberae* darüber nicht völlig ins Reine gekommen bin. Denn jene Schicht, welche im optischen Schnitt längs der Cuticula des Deutomerits die Schnittpunkte der Fibrillen und der Punktreihen birgt, ist zwar frei von Paraglykogenkörnern und anderen Körnchen, daher auch hell und homogen, trennt sich indessen nicht durch eine ausreichend sichtbare Linie vom übrigen Plasma (Fig. 33), wie dies etwa bei *Porospora* oder bei *Aggregata* statthat. Nun soll zwar nach AIMÉ SCHNEIDER das Sarkocyt eine recht vergängliche Bildung sein und, obgleich bei Cephalonten vorhanden, bei Sporonten vollständig resorbiert werden (*Hoplorhynchus*), wobei übrigens nicht zu erraten ist, ob sich dies auch auf die Fibrillen erstrecke; allein diese Beobachtung vermag ich bei *Gr. blaberae* nicht zu bestätigen. Denn die Embryonen zunächst besitzen hier weder ein gesondertes Ektoplasma, noch ein Sarkocyt oder Fibrillen (Fig. 21, 22), und die Cephalonten, wo gerade ein Ektoplasma nicht selten vorhanden, lassen zwar die Fibrillen, aber durchaus nicht ein Sarkocyt gut erkennen (Fig. 24, 28). Immerhin kann allerdings nichts gegen die Benennung der Fibrillenregion als Sarkocyt eingewandt werden, womit indes ihre Bedeutung als muskulöser Apparat nicht irgendwie betont

werden soll, da ja, wie wir wissen, Kontraktionen und Biegungen des Körpers unabhängig von jenen Bildungen sein können.

Während die Fibrillen, für deren Bezeichnung SCHNEIDER den Ausdruck „Myocyt“ in Vorschlag brachte, an anderen Orten sehr dicht zusammengestellt sind und meist beiden Meriten angehören, so fehlen sie zuweilen dem Protomerit ganz (Aggregata) oder teilweise (Porospora). An diese letzteren schließt sich nun unsere Gregarine an, wo sie durchaus auf das Deutomerit beschränkt sind (Fig. 24, 28), wo sie ferner eine sehr weitläufige Lagerung annehmen, so daß zwischen ihnen ein immer ungefähr gleichbleibender Zwischenraum bleibt, ein Mehrfaches breiter als jede Faser (Fig. 28, 32). Zwar hatte ich schon bei Aggregata gesehen, wie sie nicht so enge gedrängt liegen als sonst; doch sind dort die Zwischenräume nicht so breit als hier (Seegregarin. Taf. 25, Fig. 28).

Bei unserer Gr. blaberae erscheint jede Faser als ein ringartig verlaufendes, völlig homogenes, farbloses, glänzendes Bändchen oder Stäbchen, allerdings von kaum meßbarer Breite, aber von der Fläche gesehen doch mit zwei deutlichen Grenzlinien (Konturen), vielleicht den dritten oder vierten Teil so dick wie die Cuticula (Fig. 32). Die Fasern sind parallel und anastomosieren nicht miteinander, was SCHNEIDER für Clepsidrina munieri angiebt, sind auch nicht aus Körnchen nach Art eines sog. Perlstabes zusammengesetzt, wie bei Porospora. Der optische Schnitt der Fasern endlich giebt einen glänzenden, kreisartigen, dicken Punkt (Fig. 28, 32).

Hinsichtlich des chemischen Verhaltens dieser Fibrillen sei folgendes bemerkt.

Essigsäure von 25%, welche auch in der äußeren Lage des Ektoplasmas eine starke Gerinnung hervorbringt, vernichtet die Myocytschicht resp. die Fibrillen, so daß diese ganz verschwinden, die später zu betrachtenden Punktreihen zurücklassend, eine Erscheinung, die bei nachträglichem Auswaschen mit Wasser bestehen bleibt. Auch bei nachträglichem Zusatz von Salpetersäure werden die Fibrillen nicht wieder hervorgerufen, wie auch wahrscheinlich bei direkter Salpetersäurebehandlung ihre Lösung eintritt. Wenngleich sie nun andererseits in Alkohol oder Sublimat erhalten bleiben, was auch in konz. Essigsäure wenigstens eine Zeitlang der Fall ist (Seegregar., p. 561), so tritt doch weder hier wie dort eine sichtbare Koagulation oder eine Gerinnung ihrer Substanz ein, weshalb diese nicht als echtes, unverändertes Eiweiß betrachtet werden

darf. Andererseits sind diese spärlichen Reaktionen nicht zu einer sicheren Beurteilung ihrer Natur ausreichend, obwohl gewisse Übereinstimmungen mit kontraktile Muskelsubstanz nicht von der Hand zu weisen sind. Während nun AIMÉ SCHNEIDER geneigt war, in dieser Fibrillenschicht einen Stützapparat zu sehen, so faßte ihr Entdecker v. BENEDEN „sie als kontraktile, muskelfaserähnliche Elemente auf, vergleichbar den kontraktile Fibrillen gewisser Infusorien“. Was aber wieder gegen diese letztere Deutung sprechen dürfte, ist der Umstand, daß sie oft denjenigen Gregarinen fehlen, welche lebhaft Kontraktionen ausführen, z. B. *Pyxinia crystalligera* (s. diese), und daß gerade unsere *Gr. blaberae* trotz des Vorhandenseins der Fibrillen keine oder äußerst schwache Kontraktionen bemerken läßt. Möglich ist es aber immer noch, daß sie bei der Fortpflanzung oder bei der Encystierung eine Rolle spielen <sup>1)</sup>.

**Die Punktreihen.** Stellt man den optischen Querschnitt eines Cephalonten oder mittelgroßen Sporonten ein, wo der Körnerinhalt nicht zu dicht ist, so sieht man zwischen den großen Myocytpunkten zwei bis drei körnchenartige, aber viel kleinere und blässere Punkte liegen, regelmäßig in einer Reihe angeordnet und alle von gleicher Größe und gleichem Aussehen. Sie sind auch viel kleiner und blässer als die Paraglykogenkörner, dahingegen größer als die feinen Körnchen des Ektoplasmas (Fig. 32, 33). Da sie beiden Meriten angehören, so sind sie mit Leichtigkeit im körnchenfreien Teil des Protomerits auch großer und dicker Sporonten zu sehen (Fig. 25). Stellt man nun den Tubus höher ein bis zum deutlichen Sichtbarwerden der querlaufenden Fibrillen des Deutomerits, so sieht man zwischen diesen sehr feine, mit ihnen genau parallel verlaufende Linien, die aus jenen aneinandergereihten Pünktchen bestehen, eine Erscheinung, die im helleren Teile des Protomerits noch mehr hervortritt, namentlich wenn man vorsichtig von der Längsstreifung der Cuticula nach unten geht, bis man, also ziemlich dicht unter derselben, auf die ein wenig gröbere Querstreifung stößt (Fig. 25, 26, 32), die nun zuweilen auch, namentlich im Protomerit, nicht unterbrochen durch die eigentlichen Fibrillen, eine Längsstreifung unter der Cuticula vortäuschen kann, da das System eben aus ziemlich dicht anein-

---

1) Die Fibrillen gehen nicht im Verlauf des Wachstums zu Grunde (siehe *Aggregata*), werden aber bei großen Sporonten infolge des Überhandnehmens der Körner undeutlich.

andergereichten Punkten besteht, die sowohl Längs- wie Querlinien entstehen lassen können. Im allgemeinen sind die Punkte jedoch in der Querlinie etwas näher aneinander als in der Längslinie gerückt, so daß das Bild der ersteren stets überwiegt, namentlich im Deutomerit, wo das Bild der Längslinien durch die Fibrillen merklich unterbrochen wird (Fig. 32), was ja bei den mehr schräg verlaufenden Streifen der Cuticula nicht der Fall ist.

Wie schon die Querschnittspunkte, so sind auch die ihnen entsprechenden Querpunktreihen feiner und dünner als die Fibrillen, welche außerdem, wie wir wissen, nicht punktierte Stäbchen darstellen. Die Abstände hingegen zwischen den Punktreihen und den mit ihnen alternierenden Fibrillen sind etwa gleich breite, so daß sich in regelmäßigen Abständen stets zwei oder meist drei Linien der ersteren und dann eine der letzteren Ordnung folgen.

Das chemische Verhalten lehrt uns weiter die Verschiedenheit der Punktreihen von den Fibrillen. Zunächst werden jene durch koagulierende Mittel, wie Sublimat oder Alkohol, in höherem Grade deutlich gemacht, als wenn in der Substanz der Punkte eine Koagulation stattfindet, oder als wenn sie glänzender würden (Fig. 26).

Essigsäure von 25 %, welche die Fibrillen zum Verschwinden brachte, erhält nicht nur die Punktreihen, sondern hebt sie noch mehr hervor (Fig. 33). Ähnlich äußert sich stärkere und ferner sehr verdünnte Säure, wie auch Auswaschen mit Wasser.

Starke Salpetersäure hingegen greift die Punkte sehr an, aber etwas weniger, wenn diese vorher mit Essigsäure fixiert worden sind, so daß nach einiger Zeit noch Spuren davon bemerkbar bleiben.

Welche Funktion oder welche Bedeutung diese Punkte haben mögen, läßt sich vorläufig kaum sagen, wenngleich zu vermuten ist, daß sie etwas mehr als ein einfacher Stützapparat seien. An der Hand des oben mitgeteilten Befundes bei *Stylorhynchus* und der Ergebnisse bei *Pyxinia* werden wir noch einmal darauf zurückzukommen nötig haben. An diesem Orte sei daher nur auf ihre Verschiedenheit von den Fibrillen hingewiesen.

Bei der Anwendung der genannten Reagentien machen sich auch am Plasma, ohne Unterschied seiner Regionen, wichtige Veränderungen bemerkbar, auf die nunmehr einzugehen ist.

Eine verdünnte, zu Konservierungszwecken benutzte alkoholische Sublimatlösung veranlaßt die Koagulation der Eiweißstoffe. In der körnerfreien Kuppe des Protomerits entsteht zunächst ein



dichter Niederschlag, aus feineren und gröberen Körnchen zusammengesetzt (Fig. 27) und sich noch am hinteren Teil dieses Körnerabschnittes zwischen Körnerhaufen und Cuticula drängend. Sehr gering hingegen bleibt die Koagulation innerhalb dieses Haufens, wo sich nur unter teilweiser Zusammendrängung der Körner eine Anzahl vakuolenartiger, mit klarer homogener Flüssigkeit gefüllter Hohlräume abscheiden (Fig. 27). Ähnlich ist es ferner im Deutomerit, wo die Koagulation nur einen geringen Grad erreicht.

Man sollte hieraus fast Veranlassung nehmen, auf einen geringen Eiweißgehalt der Gregarine zu schließen, was zum mindesten aber sehr sonderbar wäre. Eine Behandlung mit Essigsäure giebt daher auch ein anderes Resultat. Diese, von 25%, ruft zunächst eine mächtige Quellung des Protocollagens hervor, wobei sich die Körnermasse selbst kontrahierend einen breiteren Raum zwischen sich und der Cuticula frei läßt. Bei Verdünnung mit Wasser schrumpft das Protocollagen wieder, während gleichzeitig ein intensiver Niederschlag zwischen dem centralen Körnerhaufen und der Cuticula entsteht. Dies sind mithin in starker Essigsäure lösliche, in verdünnter unlösliche Eiweißstoffe, die aber nach ihrer Koagulation in ersterer schwerlöslich werden, wie ein nachträgliches Zufügen von konz. Essigsäure lehrt. Zwischen den dicht liegenden feineren und gröberen Körnchen gewahrt man auch unlösliche, größere, flache und helle Schollen. Es existieren in dieser Gregarine demnach zwei verschiedene Gruppen von Albuminen, die einen leicht fixierbar durch Sublimat oder Essigsäure, die andern durch ersteres nicht oder nur schwer fixierbar, eine Erscheinung, welche mit den bei der Konservierung von Geweben mittels Sublimats zu histiologischen Zwecken gemachten Erfahrungen völlig übereinstimmt. Denn dort sieht man oft einen Teil der ursprünglich koagulierten Substanzen wieder erweicht werden und in Lösung gehen, wobei sich wahrscheinlich eine andere Albumin-Quecksilberverbindung bildet.

Nachdem mit Essigsäure eine Quellung und Gerinnung hervorgerufen, kann man erstere, wie schon besprochen, durch Zusatz von Wasser wieder rückgängig machen, so daß die Gregarine ihre natürliche Form und Größe von neuem annimmt. Sie unterscheidet sich dann von einer lebenden ihrer Art nur durch das Fehlen des Myocyts und durch die Koagulation, welche so kräftig ist, daß sie die Paraglykogenkörner fast unsichtbar machen kann. Ein nunmehriger Zusatz von starker Salpetersäure verursacht aber

neben einer starken Quellung auch das Verschwinden nicht nur des Paraglykogens, sondern auch des essigsauren Albumins, so daß nur noch ein weitläufiges Maschenwerk übrigbleibt. Auffällig ist zunächst jene starke Quellung des Protocollagens, wie wir sie ja bei der *Gr. statirae* durchaus vermißten, ein Hinweis, daß alle diese Substanzen gerade wie Albumin, Nuclein etc. nur Gruppen oder Gemenge von Grundstoffen darstellen, welche in ihrer Zusammensetzung innerhalb bestimmterer Grenzen variieren können.

Das oben entstandene Maschenwerk (Fig. 30) durchzieht sowohl das Proto- wie auch das Deutomerit in gleicher Anordnung, um den Kern herum bloß, wie gewöhnlich, etwas dichter und radiär gestellt, während es im übrigen nur unregelmäßig große und desgleichen gestaltete Polyeder — im optischen Schnitt — umgiebt. Es ist hier grob genug, um zu erkennen, ob es aus Fäden oder den Schnittbildern von (flächenhaften) Wänden bestehe, und ich zweifle nicht, daß an diesem Orte das erstere maßgebender sei. Die ihm zu Grunde liegende Substanz ist das in Essig-Salpetersäure etc. ungelöste Alveolin, erkennbar in Form feiner Pünktchen, die nun aber von viel gröberen glänzenden Kügelchen fast völlig verdeckt werden, dergestalt, daß das Maschenwerk nur noch aus diesem zu bestehen scheint (Fig. 30). Beide Meriten zeigen ferner auch in dieser Hinsicht das gleiche Verhalten, und eine Probe mit Alkohol und Chloroform ergibt die Fettnatur des größten Teiles dieser Kügelchen, sei es, daß sie schon präformiert waren, sei es, daß sie sich durch Zusammenlaufen noch feinerer Tröpfchen erst vereinigt haben.

Die Paraglykogenkörner, denen wir uns jetzt zuwenden, sind auch bei dieser Gregarine von beträchtlicher Größe, stark glänzend und daher fast schwarz, im auffallendem Lichte aber schneeweiß. Den Embryonen noch mangelnd, dürften sie etwa gleichzeitig mit dem Epimerit oder auch etwas früher auftreten, um bei mittelgroßen Cephalonten (Fig. 24) schon das ganze Deutomerit mehr oder weniger dicht zu erfüllen. Im Protomerit erscheinen sie dagegen zuerst spärlicher und mehr auseinandergerückt (Fig. 28), um späterhin sich mehr und mehr zu verdichten, wobei ihre Anhäufung stets mehr oder weniger eine vom übrigen Inhalt scharf abgegrenzte Halbkugel formiert (Fig. 23, 24, 25, 28), wie dies in ähnlicher Weise auch bei *Gr. statirae* der Fall ist.

Eine reifere Sporonte erscheint hier fast so schwarz, wie eine solche von *Gr. statirae*, und auch der Kern wird von ihnen ganz

zum Verschwinden gebracht (Fig. 23); dennoch sehen die Körner bei beiden Gregarinen etwas verschieden aus, ohne daß man so recht sagen könnte, worin diese Verschiedenheit bestehe.

Wie zu erwarten, so sind die Paraglykogenkörner völlig unlöslich in Essigsäure, werden aber etwas trüber und ziehen sich zu einem kompakten Klumpen zusammen, was indessen wohl vom sich dehnenden Plasma bewirkt wird, vielleicht durch gleichzeitige Schrumpfung des Alveolins oder einer anderen Substanz. Nachträglicher Zusatz von Salpetersäure löst die Körner in eigentümlicher, noch nicht beschriebener Weise. Sie quellen hier nämlich unter Beibehaltung ihrer Gestalt auf, also nicht so wie durch Schwefelsäure, worin sie völlig prall-kugelig und glasig werden, und lösen sich nun von innen heraus, indem sich zuerst ein heller Punkt bildet, der sich, allmählich wachsend, zum Hohlraum ausbildet und so das Korn schließlich zum Zerfall bringt. Wird, noch ehe die Lösung beendet, Jod hinzugebracht, so färben sich die freien Körner rot-violett, die eingeschlossenen jedoch mehr violett-braun, ein Unterschied, schon von BÜTSCHLI bemerkt, dessen Erklärung ja noch aussteht.

Die Embryonen der *Gr. blaberae* sind, wie wir schon sahen, ehe ein Epimerit vorhanden ist, noch völlig hell und klar (Fig. 21, 22). Bei den jüngsten, die ich auffand, ergab die Jodprobe die Abwesenheit von Paraglykogen, auch wenn die Kombination von Essig-Jod-Salpetersäure angewendet wurde, welche oft eine feinere Reaktion als Jod-Schwefelsäure ergibt. Der Inhalt dieser Embryonen, in beiden Meriten anscheinend ganz gleich, differenzierte sich noch nicht sichtbar in zwei Plasmaregionen und enthielt eine mäßige Anzahl mehr oder weniger feiner Körnchen und Fetttröpfchen. Der bläschenartige Kern enthielt ein Körperchen, das aber nur als Nucleolus bezeichnet sein möge, da es zu sehr glänzte und zu glatt war, um als Morulit zu gelten.

Größere Embryonen von der schlankeren Form (Fig. 22) hatten ungefähr noch denselben Inhalt. Doch hatte sich schon etwas Paraglykogen in Gestalt feiner Körnchen niedergeschlagen, die sich zwar von den übrigen durch den Blick nicht trennen ließen, aber bei erfolgreicher Lösung mit Jod-Salpetersäure eine violette Flüssigkeit entstehen machten. Die übrigbleibenden Körnchen waren Alveolin und Fett.

Diese Embryonen schwimmen noch frei im Darmsafte. Nicht längere, aber um so dickere dagegen tragen ein großes Epimerit und stecken fest in irgend einer Darmzelle.

Das Epimerit dieser Cephalonten bildet einen langen spitzen Kegel, dessen unterer breiter Teil halsartig verengt ist (Fig. 28, 29), so daß es sich mit einer scharfen Einschnürung vom Protomerit absetzt, dessen Cuticula aber nicht mit einer plötzlichen Verdünnung, sondern vielmehr ganz allmählich in die des Epimerits übergeht, so daß dessen Membran also am basalen Teil erheblich stärker als am distalen ist (Fig. 24, 28). Ohne Bestimmtes über die Entstehung dieses Organes äußern zu können, möchte ich nicht unterlassen, auf diesen allmählichen Übergang besonders hinzuweisen, der erstens zeigt, daß die Cuticularsubstanz nicht wesentlich von der des Körpers verschieden sein kann, und der zweitens die Ansicht von einer Ausstülpung und Verdünnung dieser Cuticula nach Maßstab eines Kautschukhäutchens durchaus zuläßt.

Die Struktur des Epimerits ist der von der *Gr. bergi* recht ähnlich. Zunächst ist die Membran meist glatt gespannt und schrumpft nur etwas oder knittert sich auch beim Loslösen eines Cephalonten von seiner Darmzelle (Fig. 24). Der Inhalt des Organes ist gleichfalls ein heller, aus einer klaren Flüssigkeit bestehend, während der Membran innen einzelne Körnchen und Kügelchen angelagert sind, die wir schon bei *Gr. bergi* bemerkt hatten.

Das Epimerit ist bis zu seiner halsartigen Einschnürung in die Mitteldarmzelle des Wirttieres eingesenkt. Es sitzt so fest darin (Fig. 28), daß es beim hastigen Präparieren oft abreißt und zwar mit zackiger Bruchstelle (Fig. 26); oder daß sich die Zelle mit der anhängenden Gregarine von ihrem Substrate löst (Fig. 28), wobei sie oft platzt. Einige Male sah ich Gregarinen, welche auf ihrem Epimerit noch den anscheinend aufgespießten Zellkern trugen (Fig. 29), ohne daß ich sicher unterscheiden konnte, ob dasselbe wirklich in diesen eingedrungen war. Bei größeren Cephalonten machte sich endlich ein Zusammenschrumpfen des Epimerits geltend, was später noch zu erörtern ist, wie diese Tiere ferner auch nur noch lose in der Darmzelle sitzen.

Die Konjugation der *Gr. blaberae* findet meist zwischen gleich großen Individuen statt. Öfters bemerkte ich aber auch Syzygien, welche aus einem vorderen kleineren und einem dickeren und längeren hinteren Konjuganten bestanden. Die Vereinigung erfolgt ähnlich wie bei *Gr. panchlorae*, indem das Hinterende des ersten ein wenig vom Protomerit des folgenden umfaßt wird, wobei es sich meist etwas verschmälert und seine Cuticula verdickt. Am Protomerit des zweiten Individuums bildet sich in

der Regel eine tellerartige Delle mit fast senkrechtem Rand, der durch eine Duplikation der Cuticula geformt wird (Fig. 28). Nur dieser dient eigentlich zum Umfassen des ersten Individuums, während der innere Druck im Protomerit noch groß genug bleibt, um seinen mittleren Deckel mit schwacher Konvexität nach vorn zu treiben, so daß daher das Hinterende des vorderen Individuums wie ein Flaschenboden eine gelinde Eintreibung erfährt.

Bei dieser Art der Verbindung könnte vielleicht schon der äußere Luftdruck zu einer genügenden Befestigung hinreichen, wenn dem nicht der, obzwar schwache, innere Druck des Protomerits entgegenwirken würde. Die Vereinigung ist übrigens gerade bei dieser Gregarine eine recht lockere.

Die Gregarina blaberae lebt im Mitteldarm von Blabera claraziana, ohne sich, wie es scheint, streng darauf zu beschränken; ich glaube sie früher wenigstens auch in verwandten hiesigen Schaben gesehen zu haben. Über ihre Fortpflanzung ist mir nichts bekannt geworden.

##### 5. *Pyxinia crystalligera* nov. spec. (Fig. 34 bis inkl. 50.)

Groß. — Lang ei- bis bandförmig, hinten verschmälert. Protomerit kugelig bis halbkugelig. Epimerit nadelförmig, auf einer Krone. Unter der Cuticula: Punkt-Querreiben, in der Jugend fehlend. Cuticula dick. Plasma mit großen, stark glänzenden Krystallen und Körnern. Kern beweglich, mit mehreren Nukleolen. Keine Konjugation.

Vorkommen: Im Mitteldarm von *Dermestes vulpinus* FABR. und *D. peruvianus* CATELN. und dessen Larven. Córdoba, Argentinien.

Wenn man unsere Abbildungen Fig. 36 und Fig. 39 sowie Fig. 49 mit der Abbildung vergleicht, welche BÜTSCHLI in seinen „Protozoa“ I, Taf. 36, Fig. 12a und b von *Pyxinia rubecula* HAMMERSCHM. giebt, und wenn man weiterhin beachtet, daß diese altbekannte Polycystidee gleichfalls in einem *Dermestes*, resp. in dessen Larve gefunden worden ist, so wird man mit mir darin übereinstimmen,

daß hier zwei Glieder eines und desselben Genus vorliegen. Da mir leider in diesem abgelegenen Teile der Welt die von BÜTSCHLI zitierten Abhandlungen von C. E. HAMMERSCHMIDT, AL. VON FRANTZIUS und AIMÉ SCHNEIDER nicht zu Gebote stehen, so kann ich nicht mit Sicherheit feststellen, ob diese beiden Glieder als Spezies voneinander zu trennen sind, zumal dazu eine vergleichende Untersuchung an europäischen Formen notwendig wäre. Ich glaube aber vorläufig als ersten Artunterschied das Vorhandensein von Krystallen dahinstellen zu können, die in der europäischen Art zu fehlen scheinen, da sie im entgegengesetzten Falle doch sicher nicht von einem so sorgfältigen Beobachter wie AIMÉ SCHNEIDER übersehen worden wären. Soweit ich mich an der Hand eines ziemlich ausführlichen Auszuges über den Inhalt seiner Untersuchung <sup>1)</sup> orientieren kann, gedenkt er ihrer nicht, wie auch BÜTSCHLI dessen nicht Erwähnung thut, dem doch ohne Zweifel eine solche Mitteilung wichtig genug erschienen wäre, um sie nicht außer acht zu lassen, zumal er sich ja später noch ganz im besonderen mit der Frage nach dem Körperinhalt der Gregarinen beschäftigte.

Um die Gestalt der uns vorliegenden Gregarine richtig aufzufassen, muß man zwischen jüngeren und älteren Individuen wohl unterscheiden. Die jüngsten der von mir aufgefundenen Exemplare gleichen denen von *Gr. blaberae* (vergl. Fig. 21 und 48), gewissermaßen die typische Gregarinengestalt darstellend. Im Verlauf des Wachstums — vom Epimerit immer abgesehen — findet nun eine charakteristische Ausbildung statt, indem sich das Schwanzende konisch zuspitzt (Fig. 35), während sich die größte Breite am vordersten Teil des Deutomerits entwickelt, so daß dieses fast eine Kegelform erhalten kann (Fig. 39, 49), womit aber keineswegs die Entwicklung beendet ist. Jetzt sind die Tiere vielmehr erst in das Sporontenstadium eingetreten und dehnen sich mehr und mehr ganz bedeutend in die Länge, wobei nicht nur eine Ausgleichung der vorderen Verdickung, sondern auch eine Abplattung zur Bandform eintritt, doch so, daß das Schwanzende stets deutlich verjüngt (Fig. 40), das Protomerit hingegen kuglig bleibt.

---

1) AIMÉ SCHNEIDER, Contributions à l'histoire des Grégarines des invertébr. de Paris, et ROSCOFF, Archiv. de zoolog. expér. et génér. IV, 1875, p. 493—604, Taf. 16 bis 22 (zitiert nach BÜTSCHLI und FRANZEL, Seegregarinen).



Die Größenverhältnisse der *Pyxinia crystalligera* sind etwa folgende. Die allerjüngsten Stadien werde ich wohl noch nicht gesehen haben, denn die kleinsten Individuen, obwohl noch freie Embryonen ohne Epimerit, maßen ca. 0,05 mm in der Länge und ca. 0,02 mm in der Breite (Fig. 48). Die kleinsten Cephalonten waren (ohne Epimerit) ca. 0,06 mm lang und 0,025 mm breit, also wenig größer (Fig. 34), während die folgenden etwa 0,10 mm (L.) und 0,03 mm (Br.) hatten (Fig. 35). Jüngere Sporonten maßen ungefähr: Länge 0,13 mm (Fig. 49), Breite 0,042 mm, ältere L. 0,25 mm, Br. 0,09 mm (Fig. 39). Große Sporonten endlich waren zumeist wieder etwas schlanker und ca. 0,5 bis 0,75 mm lang (Fig. 40).

Das Protomerit ist relativ klein. Bei Embryonen und jungen Cephalonten zwar etwa so dick wie das Deutomerit (Fig. 48, 35), und mehr als  $\frac{1}{3}$ , oder fast  $\frac{1}{2}$ , so lang, bleibt es nachher erheblich im Wachstum zurück, um bei jungen Sporonten etwas dünner als der Durchschnitt des Deutomerits zu werden, während seine Länge (Höhe) nur noch  $\frac{1}{4}$  bis höchstens  $\frac{1}{3}$ , so viel wie die des letzteren ausmacht. Bei erwachsenen Individuen, wo das Deutomerit sich verschmälert, erscheint jenes zwar wieder relativ ebenso breit, ist in der Längsachse aber noch mehr zurückgeblieben und nur noch ca.  $\frac{1}{5}$  so lang wie dieses.

Die doppelkonturierte Cuticula besitzt bei dieser Gregarine eine recht beträchtliche Dicke, und während sie sich am Protomerit ein wenig verdünnt, verdickt sie sich sowohl bei jüngeren wie älteren Tieren am Schwanzende ganz bedeutend (Fig. 34, 39, 43). Sie hat einen außerordentlich lebhaften Glanz und einen Schein ins Stahlblaue oder Hell-Flaschengrüne, welche Farbe mit der gelblichen des Inhalts einen schönen Kontrast giebt. Für gewöhnlich ist — im optischen Schnitt — die äußere Grenzlinie der Cuticula schwarz und haarscharf, die innere hingegen matt, fast verschwommen, wie wir es schon bei der *Gr. blaberae* wahrgenommen hatten (Fig. 36, 37, 39, 43, 44, 46). Bei hoher Einstellung sieht man die auch hier etwas schräg verlaufende, aus feinen Linien bestehende Längsstreifung, die am hinteren dickeren Teil der Cuticula viel bestimmter wird und auf dem Protomerit fast verschwindet, um vielleicht an der „Krone“ desselben wieder ins Dasein zu treten.

Von Embryonen abgesehen, wo die Cuticula am Schwanzende noch keine Verdickung erfährt, lassen sich bei den meisten Cephalonten und noch bei vielen Sporonten an diesem Ende scharfe

Einkerbungen erkennen (Fig. 34, 43, 47, 49), die wohl gerade wegen der beträchtlichen Dicke der Cuticula so prägnant sind. Offenbar entsprechen sie der gleichen Erscheinung, die uns schon bei *Gr. statirae* (Fig. 12) aufgefallen war und sind auch hier der Ausdruck der Längsstreifen, welche sich nach hinten hin vertiefend, Furchen darstellen, die durch ziemlich breite Wülste voneinander getrennt sind (Fig. 47). Davon kann man sich beim Heben und Senken des Tubus wohl überzeugen. Wegen dieser Weitläufigkeit am hinteren Ende sollte man auf die gleiche Struktur auf dem übrigen Teil der Cuticula schließen können. Allein hier laufen die zarten Streifen immer enge gedrängt, weshalb man eine teilweise Vereinigung derselben annehmen müßte. Da man aber zuweilen zwischen den Furchen und auf den Wülsten des Schwanzes noch feine Linien erkennen kann, so ist es wohl wahrscheinlicher, daß jene Furchen (Einkerbungen) ein etwas davon verschiedenes System vorstellen, gewissermaßen Faltungen der Cuticula, die nach vorne hin sich allmählich verflachend in die Streifen auslaufen. Wie weit ferner die ähnliche Erscheinung bei *Gr. statirae* dem entspricht, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu beurteilen, da dort die Kerbe dichter gedrängt stehen, wodurch die Untersuchung wesentlich erschwert wird.

Die Einkerbungen des Schwanzendes sind nicht immer gleich tief und gleich regelmäßig, gehören aber im allgemeinen nur der äußeren Oberfläche der Cuticula an, was deswegen schwer zu konstatieren ist, als sie sich mit einer anderen, sobald zu erwähnenden Erscheinung kombinierend, leicht ein Trugbild entstehen lassen (Fig. 43).

Schon bei der *Gr. statirae* hatten wir es als wahrscheinlich dahinzustellen gesucht, daß an der äußeren Oberfläche eine Spiegelung der inneren, weniger glänzenden Oberfläche der Cuticula anliegenden Körner statthat. Wegen der relativ geringen Dicke dieser letzteren Membran war dort aber schwer der richtige Sachverhalt festzustellen gewesen. Bei größeren, sich lebhaft bewegenden Individuen unserer Gregarine bemerkt man nun nicht selten innerhalb der Cuticula an einer Längsseite des Körpers oder nur an einem zusammenhängenden Stück derselben eine eigentümliche Zeichnung, welche gerade so aussieht, als wenn die Cuticula von Poren durchsetzt wäre, wie wir dies für Embryonen von *Gr. statirae* (Fig. 13) als wahrscheinlich angenommen hatten. Bei schärferem Zusehen im optischen Schnitt findet man indessen die fraglichen Porenkanäle nicht die ganze Wandung der Cuticula

durchsetzend, sondern meist auf deren äußere oder mittlere Schichten beschränkt, wie sie auch nur blaß und nicht scharf und distinkt begrenzt sind. Krümmt sich nun die Gregarine lebhaft, so kann diese Zeichnung plötzlich an einer Stelle verschwinden, um an einer anderen wieder aufzutauchen, oder sie kann wandern. Und da nun bei diesen Bewegungen der Gregarine der grobe Inhalt des Plasmas selbst in Strömung begriffen ist, so kann man parallel damit das Wandern jener Zeichnung verfolgen. Nach diesen Befunden scheint mir daher keine Erklärung einfacher und plausibeler, als daß auch hier eine Spiegelung erfolge.

Die Cuticula besitzt ferner, wie wir oben sahen, zwei Grenzflächen, eine glänzende und eine innere matte, weshalb wohl die erstere und nicht die letztere geeignet sein muß, den aus gleichfalls glänzenden Körnern und Krystallen bestehenden Plasmahalt zu reflektieren, wodurch nun jene länglichen breiteren oder schmälere Strichelchen innerhalb der Cuticula zustande kommen (Fig. 43) <sup>1)</sup>. Abwohl außerdem im Schwanzende jener Inhalt meist ein spärlicher ist, so kann doch gerade dort oft eine schöne Spiegelung hervorgerufen werden, da gerade hier das Bild ein weniger verwirrtes wird, während z. B. am Vorderende des Deutomerits die Reflexion eine so lebhafte sein muß, daß ein Spiegelbild das andere verdeckt oder verwischt. Unter solchen Umständen muß sodann eine scheinbare Dunkelfärbung der Cuticula zustande kommen, was nun auch in der That geschieht. Denn während sie doch eine glashelle, leicht grünliche Substanz ist, so erscheint sie oft an der einen oder anderen Seite des Deutomerits dunkelstahlblau, was sich zum großen Teil allerdings auch durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen erklären ließe, wenn sich nicht auch eine undeutliche, eben durch jene Spiegelbilder verursachte Trübung ihrer Substanz bemerkbar machen würde, welche natürlich bei irgend einer Wendung der Gregarine sofort wieder dem hellsten Glanze Platz macht.

Etwas verschieden von diesen Erscheinungen ist diejenige, die uns in Fig. 34 entgegentritt. Dies ist ein sehr jugendlicher Cephalont mit abgeschnürtem Hinterende, dessen Cuticula eine allseitige Einkerbung aufweist, die hier nicht auf Spiegelung beruhen kann, weil ja der grobe Inhalt noch fehlt. Da ferner auch die Längsstreifung noch nicht entwickelt ist, so kann es sich nur um eine Skulptur sui generis, vielleicht um dieselbe

---

1) In dieser Abbildung ist der Inhalt zum Teil fortgelassen.

Faltung handeln, die als Furchenbildung am Hinterende größerer Individuen auftritt, wenn nicht möglicherweise — das Tier ist ganz abnorm — wirkliche Poren vorhanden sein sollten.

In ihrem chemischen Verhalten zeigt die Cuticula der Pyxinia keine Abweichungen.

Außerordentlich resistent ist sie gegen Essigsäure, durch deren 24-stündige Einwirkung sie gar keine Veränderung erleidet. Erst nach etwa 14-tägigem Liegen in dieser Säure erscheint sie weniger hellglänzend, fast als wenn sie erweicht oder ein wenig gequollen wäre, ohne jedoch in Lösung gegangen zu sein. Vielleicht kann ihre Substanz hier wie an anderen Orten aus zwei Teilen, einem in Essigsäure veränderbaren und einem nicht oder weniger veränderten bestehen. Noch nach 4 Wochen endlich ist die Cuticula in Essigsäure zu erkennen<sup>1)</sup>.

Durch starke Salpetersäure wird die Cuticula selbst nach 24-stündiger Einwirkung, bei ca. 30° C, nicht irgendwie in ihrer Konsistenz, in ihrem Glanz etc. beeinflusst.

Jod färbt sie leicht gelb und macht die Streifung deutlich.

Alle die genannten Reagentien rufen nun aber noch eine andere Erscheinung hervor. Schon mehrfach sahen wir nämlich die innere Grenzlinie der Cuticula außerordentlich zart. Bei obiger Behandlung wird sie jedoch genau ebenso deutlich und schwarz, d. h. glänzend wie die äußere Grenzlinie, was nun nicht etwa auf einen Kontrast gegen das veränderte Plasma zurückzuführen ist, sondern als ein innerhalb der Cuticularsubstanz stattfindender Vorgang angesehen werden muß. Denn diese Erscheinung bleibt noch nach dem Verschwinden des Plasmas bestehen (Fig. 44, 45) und erhält sich ebenso lange wie die Cuticula selbst. Es ist mithin die Substanz der Cuticula, das Protoelastin, entweder keine völlig einheitliche oder doch nicht einheitlich in derselben verteilt.

Wird ein Gemisch aus dem Darmsafte des Tieres und Speichel bei ca. 42° C mit einigen Pyxinien angesetzt, so verschwindet nach und nach die Cuticula im Zeitraum von etwa 1 Stunde, indem hier und da noch Fetzen davon wahrzunehmen sind. Da

---

1) Zu diesem Zweck wird ein Deckglaspräparat mit einem Wachrahmen umzogen, indem man einen dünnen Wachstock einen Augenblick brennen läßt, ihn ausbläst und mit nach unten gekehrtem Docht, diesen als Pinsel benutzend, austreicht, so oft, bis der Rahmen fertig ist.

auch das beigefügte Darmgewebe des Dermestes in ähnlicher Weise verschwindet, so ist hier wohl eher auf eine tryptische denn auf eine diastatische Wirkung zu schließen. Sie beweist aber hinlänglich die relativ leichte Verdaubarkeit der (toten) Cuticula. Ob hier ferner, wie es fast scheint, auch der Speichel von Einfluß auf sie wird, konnte ich leider nicht mehr sicher feststellen.

Die Cuticula der Embryonen ergibt mit den obigen übereinstimmende Reaktionen.

Obwohl das Plasma der Pyxinia kaum in Regionen zerlegt werden kann, so konzentriert sich doch auch hier der grobe Inhalt im Protomerit auf eine hintere, in sich abgeschlossene Halbkugel und im Deutomerit auf das Centrum, so daß namentlich das Schwanzende arm daran ist (Fig. 36, 37, 39, 43, 49).

Ein eigentliches Sarkocyt, wie auch ein sog. Myocyt (Fibrillen) fehlen. Dahingegen ist das dem ersteren (räumlich) homologe System der Körnchenreihen hier ebenso schön wie bei *Gr. blaberae* ausgebildet. Es zeigt sich auch hier zunächst im optischen Schnitt als eine längs der Cuticula verlaufende punktierte Linie, aus regelmäßig geordneten kleinen, scharfen Körnchen bestehend und sich durch das ganze Deutomerit bis zum äußersten Schwanzende (Fig. 49), im Protomerit aber bis weit in die „Krone“ hinein erstreckend, während es dem Epimerit abgeht (Fig. 36, 37). Da ja die Fibrillen nicht vorhanden sind, so erleiden die bei höherer Einstellung unter der Cuticula gut sichtbaren queren Punktreihen keine Unterbrechung, wie es bei *Gr. blaberae* der Fall war. Sie gehören sowohl dem Cephalonten- wie auch dem Sporontenstadium an, werden aber bei Embryonen und jüngeren Cephalonten durchaus vermißt (Fig. 34, 48).

Die Substanz dieser Querreihen wird durch starke Salpetersäure nicht gelöst, sondern nur noch schärfer sichtbar gemacht (Fig. 42), ohne daß sich dabei sicher von einer Veränderung einer Granulation in der Substanz der Körnchen reden läßt. Liegt hierin ein gewisser Unterschied von den gleichen Gebilden der *Gr. blaberae*, so darf doch nicht vergessen werden, daß die Punkte auch dort nach vorangehender Behandlung mit Essigsäure viel resistenter werden. Diese letztere macht auch die Punkte bei *Pyxinia* deutlicher, wenn sie nicht durch das starke Koagulum verdeckt werden (Fig. 45).

Eine Digestion mit Darmsaft und Speichel vernichtet die Punktreihen völlig, wenngleich es nicht ausgeschlossen ist, daß sie

auch hier durch Essigsäure resistenter werden. Mit Jod geben sie keine charakteristische Färbung.

Schon bei der *Gr. blaberae* hatten wir über die Bedeutung der Punktreihen nicht ins klare kommen können. Wenn schon die Fibrillen nicht als Stützapparat anzusehen sein werden, so muß dies noch vielmehr von den bedeutend zarteren Punkten zu gelten haben, wie überhaupt die Cuticula der Gregarinen ihrer Dicke wegen gar keiner besonderen Stütze bedarf und sie auch in den schwachen Reifensystemen der Fibrillen und Punktreihen kaum finden würde, denen sie vielmehr als festes Widerlager zu dienen hat.

Bei der *Pyxinia* ergibt sich in den Reaktionen der Punkte eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Alveolin, das ja auch gegen Säuren resistent ist. Nur im Verhalten gegen Speichel liegt eine Abweichung, so daß danach ein stärkeres Hindeuten zu dem Paralveolin geschehen würde. erinnert man sich sodann meiner oben gemachten Angabe von *Stylorhynchus*, so würden vielleicht die Punktreihen zu dem Maschenwerk in Beziehung stehen und gewissermaßen dessen Ansatzstellen markieren. — Es kann aber auch anders sein.

Der grobe Inhalt der *Pyxinia* ist ein so eigentümlicher und von sämtlichen näher bekannten Gregarinen abweichender, daß wir dies Verhalten in der Artbezeichnung „*crystalligera*“ ausgedrückt haben.

Bei durchfallendem Lichte und schwacher Vergrößerung sehen die *Pyxinien* fast blauschwarz oder dunkelstahlblau aus, so etwa wie stark angelaufener Stahl. Bei stärkerer Vergrößerung ist diese Farbe eine mehr gelbschwarze, die sich im auffallenden Lichte entweder als schneeweiß oder ganz leicht gelblich erweist. Diese Erscheinung rührt ausschließlich von dem Inhalte her, dessen Körner und Krystalle, einzeln gesehen, äußerst stark glänzende Körperchen vorstellen, welche je nach der Einstellung dunkelblau oder — im optischen Schnitt — mit dickem, schwarzem Rande und hellgelbem Centralglanz erscheinen, der aber zum wenigsten einem besonderen Farbstoff als vielmehr einer optischen Wirkung eigen ist, wie Abblenden des durchfallenden Lichtes lehrt.

Die Embryonen führen weder grobe Körner noch Krystalle (Fig. 48). Beiderlei Gebilde erscheinen vielmehr gleichzeitig erst nach Entwicklung des Epimerits in mäßiger Menge (Fig. 34, 35, 49) und bleiben auch weiterhin im Protomeritklumpen weniger dicht angehäuft als in der vorderen, massigeren Hälfte des Deu-



tomerits (Fig. 36, 37), wie auch das Schwanzende ihrer mehr oder weniger, selbst bei reifen Sporonten, entbehrt (Fig. 39, 49). Sonst machen sich kaum irgend welche Unterschiede zwischen einem Cephalonten und Sporonten hinsichtlich dieses Inhaltes bemerkbar, außer daß in letzterem die Krystalle eine mehr periphere, die Körner eine mehr centrale Lage einnehmen.

Oft überwiegen die Körner, oft die Krystalle, und nicht selten fehlt eins von beiden völlig, ohne daß eine Ursache hierfür nachweisbar wäre.

Wie schon gesagt, besitzen beide Inhaltsmassen dasselbe Aussehen und denselben Glanz. Die Krystalle sind aber zumeist erheblich größer, ohne indessen ein bestimmtes Krystallisationssystem erkennen zu lassen, denn meist sieht man kürzere oder längere Stäbchen, Würfel, Tetraëder etc., selten jedoch Platten und Tafelchen (Fig. 36, 37, 39, 43, 44, 45, 49). Auch die Körner sind größer, als sonst die Paraglykogenkörner zu sein pflegen, dabei mehr scharfeckig und sehr runzelig, doch meist wohl von den Krystallen zu unterscheiden, deren Glanz vielleicht noch ein höherer ist.

Die Krystalle gehören wie die groben Körner der Gregarine zu eigen und sind ihr Produkt, denn man findet sie weder im Darmsafte des Dermestes frei, noch in seinem Darmepithel, noch in anderen Geweben. Auch seine Speise, die in der Gefangenschaft aus Knorpel und Knochen bestand, war durchaus frei von derartigen Krystallen.

Chemischen Reagentien gegenüber verhalten sich, wie wir sehen werden, die Körner und die Krystalle recht ähnlich, indem sie aber zugleich auf eine wesentliche Verschiedenheit von anderen Paraglykogensubstanzen hinweisen. Diese werden bekanntlich durch Acidum aceticum nicht wesentlich verändert resp. nicht gelöst. Behandelt man nun unsere Gregarine mit dieser Säure, so entsteht zunächst nur die bekannte Eiweißgerinnung, ohne daß der grobe Inhalt eine merkliche Veränderung zeigt. Nach etwa einstündiger Einwirkung einer etwa halb verdünnten Essigsäure verschwindet er aber vollständig mit Hinterlassung eines amorphen groben Niederschlages, der sich seinem Äußeren nach wenig von dem Eiweißniederschlag unterscheidet, einen bräunlich-grauen Ton hat und bei auffallendem Licht weiß ist. Wird nun die Jodprobe vorgenommen, so bleibt die charakteristische Färbung vollkommen aus, denn hier ist nichts mehr als eine gelbliche, eiweißähnliche Masse zu sehen. Der grobkörnige und

krystallinische Inhalt ist daher nicht nur gelöst, sondern unter dem Einfluß der Essigsäure chemisch verändert worden. Wenn man dann zum Überfluß noch Ac. nitricum hinzusetzt, das ja sonst immer eine violette Färbung hervorruft, so bleibt diese hier gleichfalls aus, was auch gilt, wenn statt ihrer Schwefelsäure benutzt wird.

Während Salpetersäure an anderen Orten, direkt angewendet, zunächst nur eine klare Lösung des Paraglykogens bewerkstelligt, so ist dies hier anders. Zwar verschwinden die Körner wie die Krystalle gleich nach dem Eindringen dieser Säure. Sie „verduften“ indessen nicht spurlos, sondern hinterlassen einen dem obigen ganz analogen Rückstand (Fig. 42, 50), welcher um vieles gröber als der feine staubartige Niederschlag des Plasmas ist, wie er sich unvermischt in der vorderen Kuppe des Protomerits (Fig. 42) sowie im Schwanzende vorfindet. Gleichzeitig macht sich mit Ausnahme dieser beiden Abschnitte eine diffuse Gelbfärbung bemerkbar, wie man sie oft bei Einwirkung von Salpetersäure auf Eiweiß sehen kann. Der so entstandene salpetersaure Niederschlag, in dieser Säure sehr resistent und noch nach 24-stündigem Liegen wohl erhalten, ergiebt ebensowenig wie der essigsäure die Jodreaktion.

Dennoch indessen haben die uns beschäftigenden Körper eine enge Beziehung zum Paraglykogen, wenn die direkte Jodprobe angestellt wird, wobei die Reaktion noch besser als gewöhnlich eintritt, mit Ausnahme allerdings der Krystalle. Eine Behandlung mit Jod ergiebt nämlich sofort eine braunviolette Färbung der Körner, wie man sie besser gar nicht wünschen kann, während die Krystalle entweder gar nicht, oder doch nur gelblich gefärbt werden, was wegen ihres ähnlichen Glanzes schwer konstatiert werden kann.

Hieran schließt sich die Speichelprobe. Es wird zu diesem Zweck ein Präparat mit Speichel versetzt. Schon nach 15 Minuten ruft das Jod nun eine diffuse violette Färbung der Flüssigkeit in der Gregarine hervor, zum Beweis, daß ein Teil des groben Inhaltes gelöst worden ist.

Hält die Digestion mit Speichel (und Darmsaft) bei ca 42° C länger als eine Stunde an, so verschwinden die Gregarinen bis auf geringe Überreste von Cuticula, Krystallen, Fett, Alveolin etc., indem im besonderen die Körner und Krystalle zerstört werden und zwar nun auch chemisch, da die Jod-violett-Reaktion nicht mehr auftritt.

An einer frischen Gregarine endlich tritt die Jodreaktion an den Körnern sowohl mit Schwefel- wie merkwürdigerweise auch mit Salpetersäure ein, während, wie wir schon sahen, mit letzterer auf umgekehrtem Wege nichts erfolgt, da sie sofort eine Umsetzung bewirkt. Hat man aber erst mit Jod die braunviolette Färbung erzielt, so geht diese bei vorsichtigem Nachfließen von Salpetersäure zumeist in eine schöne veilchenblaue über, während bei den Krystallen nur die körnige Lösung erfolgt.

Wir können aus diesen Resultaten nunmehr den Schluß ziehen, daß die groben Körner und die Krystalle der Pyxinia Modifikationen einer und derselben Substanz sind, welche, obgleich dem Paraglykogen ähnlich, doch erheblich davon verschieden ist und mit Säuren eine ungelöste eiweißartige Verbindung giebt. Diese Substanz wollen wir mit Pyxinin bezeichnen.

Das Plasma. Bei Behandlung mit Essigsäure tritt im Plasma nur eine geringe Quellung auf, woraus man folgern darf, daß das Protocollagen weniger reichlich oder in einer weniger quellbaren Modifikation vorliege.

Während das Plasma anderer Gregarinen mehr hyalin ist, so enthält es bei der Pyxinia im Gegenteil feinere und gröbere Körnchen in reichlicher Menge, besonders in den von Pyxinin-substanzen freien Körperteilen (Fig. 36, 37, 39, 43, 49).

Acidum aceticum ruft im Plasma, wie bekannt, eine starke Gerinnung hervor, ohne daß sich dabei entscheiden ließe, ob jene ursprünglichen Granulationen dabei erhalten bleiben. Mir scheint es nicht unwahrscheinlich. Der neuentstandene Niederschlag hat einen graubräunlichen Ton (Fig. 46). Die Salpetersäure, der erst allmählich eine geringe Quellung folgt, ruft gleichfalls eine feinkörnige, allmählich verschwindende Gerinnung der Eiweißsubstanzen hervor (Fig. 42), während Digestion in Speichel und Darmsaft auch hier eine Lösung herbeiführt.

Mit den bekannten Mitteln gelang es mir bei dieser Gregarine nicht, das Alveolin zur Darstellung zu bringen, da das beste davon, Salpetersäure, das massenhafte Pyxinin nicht löst, wodurch ein vorhandenes Maschenwerk völlig verdeckt wird. Da ferner bei der Digestion auch die Cuticula schwindet, so ist dasselbe jedenfalls nicht mehr imstande, seinen Zusammenhang aufrecht zu erhalten.

Von fernerem Einschlüssen seien endlich noch eigentümliche vakuolenartige Flüssigkeitsräume erwähnt, welche sich zuweilen im Schwanzende verteilt finden, wie ich dies früher schon bei *Gr. dromiae* (Seegregarinen, Taf. 26, Fig. 50, 51) gesehen und

als „klumpigen Inhalt“ beschrieben hatte. Ihr Inhalt scheint, wie gesagt, flüssig zu sein, läßt aber auf ein Ausgestoßenwerden nicht schließen, wenn auch seine stets hintere Lage darauf hinzuweisen scheint (Fig. 43).

Die Embryonen der Pyxinia sowie ihre jüngeren Cephalonten ergeben nur insofern ein abweichendes Verhalten ihres Plasmas, als es durch die Abwesenheit des Pyxinins bedingt wird. Bei ihnen giebt die Jodprobe auch kein Resultat: sie werden nur gelblich. Der körnige Inhalt der Embryonen scheint, wie derjenige der reiferen Tiere, sich in Salpetersäure zu halten.

Der Nucleus der Pyxinia macht eine beachtenswerte Verwandlung durch. Er ist zwar immer wasserklar und bläschenartig. In Embryonen jedoch besitzt er ein richtiges, trübe glänzendes Morulit (Fig. 48), das sich weiterhin verändert. Noch im ersten Cephalontenstadium vermag man es zu konstatieren (Fig. 34). Darauf aber wird der Kern länglich, ohne bestimmte Gestalt, da diese sich bei den Bewegungen des Tieres ändert, und erhält mehrere helle, klare, glattrandige und lebhaft glänzende Nucleoli im gewöhnlichen Sinne (Fig. 49), die oft noch einen anderen Körper (Nucleololus) oder — es ist nicht zu entscheiden — einen Flüssigkeitsraum im Innern bergen, so daß sie dann im optischen Schnitt ringartig erscheinen. Sie färben sich leicht gelblich mit Jod, während der Kernsaft klar bleibt. Bei der Digestion in Speichel und Darmsaft bleibt der Kern mit seinem Inhalte fast völlig intakt, wie es auch ähnlich in konz. Acid. nitr. ist, wo die Membran sich nicht löst, der Kernsaft ganz klar bleibt und nur die Nucleolen trübe werden und ihre Differenzierung verlieren (Fig. 50). Mit der Zeit scheinen sie sich jedoch zu lösen. Die Kerumembran, eine Art wie Protoelastin, dürfte der der oben besprochenen Gregarinen gleichen, während die Nukleolen mehr dem echten Nuclein und nicht dem Morulin nahe zu stehen scheinen. Sämtliches Nuclein scheint auf die Nukleolen konzentriert zu sein.

Läßt sich ein Embryo einer Pyxinia kaum von einem solchen einer Gr. blaberae unterscheiden, so gilt dies, wie wir sahen, nicht mehr für die ersten Cephalonten, da diese nun ein charakteristisches Epimerit entwickeln, wie dies nun auch für die Pyxinia zutrifft. Meist dürfte hier ferner die normale Entwicklung vor sich zu gehen. Einmal sah ich dahingegen eine Erscheinung, die deswegen an Interesse gewinnt, als sie sich an andere Beobachtungen anschließt. Es handelt sich

nämlich um eine Differenzierung des Schwanzendes, so daß es etwas abgeschnürt und teilweise durch eine Scheidewand vom übrigen Deutomerit abgesperrt ist (Fig. 34). Die Cuticula des hinteren Endes wies gleichzeitig die schon erwähnten allseitigen Einkerbungen auf. Die membranöse Scheidewand besaß im Centrum ein Loch, sei es, daß sie noch in der Bildung begriffen, oder sei es, daß sie nachträglich perforiert worden war, wie ich dies z. B. bei *Callyntrochlamys* gefunden hatte, wo aber von einer Syzygie die Rede ist (Seegregarinen, Taf. 25, Fig. 12). Daß hier jedoch eine Syzygie nicht vorliege, sieht man sofort am Fehlen eines zweiten Kernes. Im Hinblick auf die Befunde GABRIEL's an der Gregarine von *Typton*, wo mehrere Quersepten vorhanden sein sollen, war weiter oben schon die Vermutung geäußert worden, daß es sich hierbei vielleicht um einen Rückschlag in eine unbekannte Stammform handele, da ja, wie die Pathologie lehrt, die Mißbildungen durchaus nicht auf reinem Zufall beruhen und doch gewissen Gesetzen unterworfen sind, weshalb auch, dies sei nebenbei erwähnt, ihre Vererbbarkeit nicht ausgeschlossen werden kann.

Junge Cephalonten besitzen schon ein ausgebildetes Epimerit, zu dessen Untersuchung auch hier die Gegenwart reinen Darmsaftes erforderlich ist. Sonst löst es sich — ganz einerlei, ob bei jungen oder älteren Exemplaren — außerordentlich leicht los und zwar in derselben Weise, wie es weiter oben schon angegeben worden war. Als ich, diese Regel außer acht lassend, in verdünnter Salzlösung präparierte, da ja diese kleinen Käfer und Larven von *Dermestes* nicht hinreichend Darmsaft liefern, fand ich überhaupt keine Cephalonten, dahingegen öfters junge Individuen, welche vorn am Protomerit eine halsartige Öffnung zeigten, die eine ganz hyaline sich wenig vom umgebenden Medium abhebende Blase trugen, welche bald platzte, nachdem sie oft noch sichtlich angeschwollen war (Fig. 34, 41). Als ich sodann ein anderes Präparat mit Speichel herstellte, konnte ich die Ablösung des Epimerits Schritt für Schritt mit den Augen verfolgen. Dieses Organ hat hier nämlich die Gestalt einer spitzen Nadel, mehr als halb so lang wie das Deutomerit, welche als Basalteil einen zwiebelartigen Knopf hat. Die Loslösung erfolgt nun allemal ohne Ausnahme an der Basis dieses Knopfes, dort wo er in die Krone des Protomerits übergeht, welche, durch eine dickere Cuticula ausgezeichnet, eine halsartig-cylindrische Gestalt hat und als eine Verjüngung des Protomerits anzusprechen ist (Fig. 37, 38, 41). Es bildet sich zunächst eine Trennung zwischen dem Epimerit und

der Krone in Gestalt eines hellen Zwischenraumes, der sich nun allmählich zu jener wasserklaren Blase ausbildet, die ihrerseits ohne Membran ist, infolgedessen sie stets platzt, so daß das Epimerit endlich abfällt.

Alle diese Erscheinungen blieben aus, als ich, durch frühere Ergebnisse darauf hingewiesen, die natürlichen Verhältnisse möglichst nachahmend, im Darmsafte des *Dermostes* untersuchte, wozu sich am besten seine großen Larven eigneten. Jetzt geschah niemals eine Ablösung oder Blasenbildung und dergl., so daß das Epimerit in seinem natürlichen Zusammenhang mit dem Protomerit gesehen werden konnte (Fig. 37). Würde man nicht durch die beim Ablösen zu Tage tretenden Erscheinungen eines anderen belehrt werden, so würde man die untere breite Basis des Epimerits zum Protomerit rechnen, wozu sie aber nicht mehr gehört. Dieses erstreckt sich vielmehr nur so weit, wie die Cuticula noch doppelt konturiert ist und die Punktreihen sichtbar bleiben (Fig. 37). Ebenso wenig wie bei *Gr. blaberae* bricht die Cuticula indessen ab, um plötzlich in die dünne Membran des Epimerits überzugehen. Es findet vielmehr auch hier ein allmählicher Übergang statt, der sich darin äußert, daß die Membran der Basis erheblich dicker als die des Schaftes des Epimerits ist (Fig. 37, 38).

Wenn die bereits weiter oben vorgetragene Ansicht von einem Einschrumpfen, einer Resorption, dieses Organes richtig ist, so müssen sich große Cephalonten mit verkümmertem Epimerit finden, was auch in der That der Fall ist. Offenbar stellt die von BÜTSCHLI wiedergegebene Abbildung (*Protozoa*, I, Taf. 36, Fig. 12 b) von *Pyxinia rubecula* einen solchen Fall vor. Und daß die früheren Beobachter dort keine Exemplare mit wohlentwickeltem Epimerit gesehen haben, erklärt sich wahrscheinlich daraus, daß sich dieses überall abgelöst hatte, was aber, und das ist das Merkwürdigste, ein schon reduziertes Epimerit so leicht nicht thut, also gerade umgekehrt, als wie man erwarten sollte. Denn nach der Abwerfetheorie sollte man doch meinen, daß ein alter Cephalont sein Epimerit leichter verlieren würde als ein junger, der dessen noch sehr bedarf. Wie allgemein übrigens die blasige Ablösung verbreitet ist, zeigt ein Blick auf die Abbildung von *Actinocephalus Dujardini* AM. SCHN., welche BÜTSCHLI wiedergibt (*Protozoa* I, Taf. 36, Fig. 13 b).

Mehrere Male sah ich nun große Cephalonten von *Pyxinia crystalligera*, deren Epimerit nur noch aus einer kurzen Nadel



bestand, aus einem „fadenförmigen Anhang“, welche einer „gezähnten Scheibe“ aufsaß (Fig. 36), die nichts weiter ist als die gleichfalls reduzierte Krone. Als ich zuerst derartige Gregarinen erblickte, glaubte ich ein Losreißen des Epimerits annehmen zu müssen, so daß ein centraler Faden übrig bliebe. Ein solcher innerhalb dieses Organes, ist aber gar nicht vorhanden, was sich leicht nachweisen läßt, da ein reguläres Epimerit völlig hohl ist, wie sich namentlich an den sich ablösenden konstatieren läßt (Fig. 37, 38). Es bleibt mithin, so meine ich, nichts anderes als der Schluß übrig, daß auch hier das Epimerit allmählich zu einem dünnen Faden zusammenschrumpft, um schließlich ganz einzugehen, worauf auch die „Krone“ und der halsartige Vorsprung eingezogen werden. An ganz jungen Sporonten kann man davon oft noch Spuren in Gestalt eines kappenförmigen Aufsatzes nachweisen (Fig. 49).

Der Bau des Epimerits ist im übrigen ein sehr einfacher. Es besitzt keine äußeren Anhänge, sondern nur eine zarte Membran, einen klaren Inhalt mit einigen wie sonst wandständigen flockenartigen, blassen Körperchen von rundlicher Form und eine lange dünne Spitze. Daß es vom Protomerit durch eine Scheidewand (Membran) abgegrenzt sei, kann auch hier nicht bestätigt werden.

Die *Pyxinia crystalligera* lebt im Mitteldarm der Käfer und Larven von *Dermestes vulpinus* FABR. und in *D. peruvianus* CASTLN.

Die meisten jener Tiere enthalten stets einige Gregarinen von verschiedenem Alter, mit Ausnahme wohl ganz junger Larven. In solchen von 1 mm Länge vermißte ich die Schmarotzer.

Solange die Gregarine noch im Cephalontenstadium in einer Darmzelle steckt, führt sie keine lebhaften Bewegungen aus. Auch im frühen Sporontenstadium, wo sie von plumper Gestalt ist, zeichnet sie sich durch Trägheit aus. Später aber erwacht sie aus ihrer Lethargie und vollführt eigentümliche Biegungen und Verrenkungen ihres Körpers, indem sie dabei teils am Fleck bleibt, teils weiter wandert. Hier sind die Kontraktionen oft so lebhaft, daß man sie für die Ursache der Vorwärtsbewegung halten sollte, wenn die Beobachtungen an anderen Gregarinen diese Deutung zuließen. Es kann aber auch nicht ausgeschlossen sein, daß jene oft schlangenartigen Biegungen im Vereine mit einer lebhaften Plasmaströmung, welche den Kern mit sich zieht und seine Gestalt be-

einflußt, wohl imstande sind, die sonst meist langsame Vorwärtsbewegung dieser eigentümlichen Organismen zu befördern und zu unterstützen.

---

### Schluss.

Der Darstellung der aufgezählten fünf Gregarinen ist im obigen etwas mehr Raum gegönnt worden, als es sonst wohl in einer bloß faunistischen Untersuchung Sitte ist. Ich glaube aber mit denen übereinstimmen zu müssen, welche meinen, daß die Tiere nicht nur dazu da sind, um mit einem Namen belegt und allenfalls einem geographischen Gebiete zuerteilt zu werden. Denn wenn es sich um Organismen handelt, deren physiologische und morphologische Verhältnisse noch so außerordentlich dunkle sind, so muß es doch das Bestreben eines jeden denkenden Forschers sein, in jeder Richtung so weit, wie es ihm möglich ist, vorzudringen um an der Hand einer Entwicklungsgeschichte die genealogische Stellung seines Objektes zu ergründen, ihm auf morphologische Charaktere hin einen Platz im System einzuräumen und die physiologische Grundlage seiner Lebensbedingungen abzugrenzen. Leider aber ist das letztere Moment noch ein Problem, das von wichtigeren Tagesfragen gar zu sehr in den Hintergrund gedrängt wird. Ich glaubte ihm daher eine ganz besondere Beachtung schenken zu müssen; und sollte ich den Fehler begangen haben, *de omnibus rebus et quibusdam aliis* gesprochen zu haben, so möchte eine Entschuldigung darin gesehen werden, daß die Gregarinen als einzellige Protozoën eben **Elementarorganismen** sind und mithin die Verwirklichung von elementaren Problemen darstellen, welche die Grundlage für eine allgemeine auf vergleichender Kunde begründete Physiologie abgeben.

Die physiologische Wissenschaft ist vor allem nicht ohne eine genaue Kenntnis der Gestaltung und des feineren Baues der Organismen denkbar; und wie R. VIRCHOW einst nachgewiesen hat, daß die eigentlichen Werkstätten des Lebens die Zellen eines höheren Organismus sind, so wird man in den einzelnen Partikelchen und Teilchen einer Zelle, sei sie ein selbständiger Organismus oder nicht, die einzelnen Werkzeuge und Maschinen dieser Werkstätten erblicken müssen. Ist nun für eine derartige Auffassung schon der Anfang gemacht, indem man, auf streng morphologischer Grundlage, die Beziehungen des Zellkernes zur Fortpflanzung innerhalb gewisser Grenzen aufgefunden hat, so

wird man einen Schritt weiter gehen und die übrigen Organisationselemente der Zelle auf ihre physiologische Bedeutung prüfen müssen.

In der vorliegenden Schrift glaubte ich dieses Ziel besonders im Auge haben zu sollen; und wenn ich mir wohl bewußt bin, schon am Anfange des Weges stecken geblieben zu sein, so meine ich doch, keinen falschen Weg eingeschlagen zu haben. Wie nämlich der lebende Elementarorganismus selbst dem scharfbewaffneten Auge wenig Anhaltspunkte zu einer Analyse bietet, wo doch eine solche so notwendig wird, um gewissen Arten gewisse Fähigkeiten und Thätigkeiten zuzuschreiben, so hat man den Versuch zu machen, eine solche Analyse auf einem anderen Wege zu erreichen. Der erste Schritt, noch unsicher und zaghaft, zu einem solchen Versuch ist in der obigen Untersuchung nun gethan worden, indem der mikrochemischen Analyse ein breiterer Raum gestattet wurde, als es sonst zu geschehen pflegt und als es auf den ersten Blick wohl zweckdienlich erscheinen mag. Wenn ich aber darauf hindeute, daß es mir doch gelang, wenigstens eine kleine Anzahl von chemischen Körpern in ihren Umrissen und allgemeinen Reaktionen etwas genauer zu sondern, so wird man darin allerdings noch lange nicht die nötigen Erklärungen für das Leben und die Thätigkeit der Zellen auffinden können; man wird aber mit Befolgung der oben ausgesprochenen Grundsätze nach und nach eine Chemie und Morphologie der Zelle aufbauen können, welche ebenso imstande sein werden, physiologische Prozesse zu deuten und klarzulegen, wie die Chemie und Morphologie (Anatomie) eines höheren Organismus es thun.

Nicht jede Zelle ist für eine derartige Untersuchung gleich gut geeignet, denn schon eine geringe Größe schließt ein tieferes Eindringen und Sondern aus. Bei einzelligen Organismen wirken wieder aufgenommene Fremdstoffe störend, und wenn auch das in großer Menge in einer Gregarine aufgehäufte tote Material eine feinere Struktur zu verdecken geeignet ist, so ist doch dieses Material in Gestalt des Paraglykogens schon zu gut bekannt und leicht genug zu entfernen, so daß die Gregarinen sich ganz besonders für eine eingehende chemische Analyse der Zelle fähig erweisen.

Überblicken wir die Gesamtheit der oben gewonnenen Resultate, so werden wir in allgemeiner Umgrenzung und mit Zulassung von Ausnahmen etwa folgende Substanzen für einen Gregarinenkörper nennen können:

1) Protoëlastin, die Substanz der Cuticula und vielleicht auch der Epimeritmembran, der Scheidewand und der Kernmembran. Ungelöst in Essig- und Salpetersäure, in Alkohol, Äther, Chloroform etc.; löslich mehr oder weniger in Alkalien; durch Essigsäure allmählich chemisch verändert und in eine nicht elastische Modifikation übergeführt. Meist ungelöst in Speichel, aber verdaubar.

2) Alveolin, die Substanz des Maschenwerkes. Ungelöst in Essig-, Schwefel- und Salpetersäure, Kalilauge und Speichel, fixiert durch Alkohol, Sublimat etc. Mässig färbbar mit Karmin, ohne Jodreaktion.

3) Paralveolin, Begleiter des Alveolins und diesem ähnlich, jedoch gelöst in Speichel, Säuren und Alkalien.

4) Neutralfett, in Gestalt von Tröpfchen etc., namentlich im Protomerit.

5) Albuminstoffe in zwei Modifikationen

a) fixiert durch Sublimat,

b) fixiert auch durch Säuren.

6) Protocollagen. Quellbar in Essigsäure und z. T. in Salpetersäure, schrumpfend in Wasser.

7) Paraglykogen in den Körnern. Jodreaktion rot bis violett mit Hilfe von  $H_2SO_4$  oder Essigsäure + Acid. nitric. Durch heiße Schwefelsäure in Zucker übergeführt (BÜTSCHLI) oder durch Speichel und Schwefelsäure (FRENZEL).

8) Pyxinin. Der entsprechende Stoff der Pyxinia, durch Acid. acetic. oder nitric. in eine amorphe Substanz ohne Jodreaktion übergeführt.

9) Antienzym. Hypothetischer Stoff, die Verdauung verhindernd.

10) Morulin. Die Substanz des Kernmorulits. Gelöst durch Salpetersäure, nicht gelöst durch Essigsäure. In Enzymen nicht völlig gelöst.

11) Paramorulin. Das Netzwerk im Zellkern. Fixiert durch Essig- und Salpetersäure. Verdaubar. Linin?

12) Nuclein. In den Nukleolen von Pyxinia etc.

13) Kernsaft; klare, nicht gerinnende Flüssigkeit.

14) Zellsaft; klare nicht gerinnende Flüssigkeit, aus dem offenen Protomerit entweichend.

Hieran schließen sich noch die weniger bekannten Körnchen der Punktreihen, z. T. nicht gelöst in Essig- oder Salpetersäure, die Körnchen der vorderen Protomeritkuppe, die des Deutomerits,

sowie diejenigen des Epimerits und endlich die Sarkocytfibrillen und die seltenen vakuolenartigen Räume. Daß sodann auch noch ein diastatisches Ferment in der Gregarine — latent oder thätig — enthalten sei, habe ich gleichfalls versucht, wahrscheinlich zu machen.

Ohne, zum Schluß, die oben gewonnenen Resultate sämtlich verallgemeinern zu wollen, so wird man doch folgende Anschauung von den Gregarinen gewinnen können: Sie sind vermutlich von höheren Organismen abstammende, einzellige, schmarotzende Tiere, welche von Peptonen und gelösten Kohlehydraten auf dem Wege der Absorption („Aufsaugung“) sich ernähren, sich durch ein Antienzym gegen die Verdauungsfermente schützen und ein Reservematerial in festerer Form anhäufen, bestehend aus Paraglykogenen (resp. Pyxinin), welche sie durch ein diastatisches Ferment zu geeigneter Zeit wieder ganz oder teilweise aufbrauchen. Sie sind ferner durch eine starke, sehr resistente, aber verdaubare Cuticula, eine Protoëlastinsubstanz, geschützt, zeigen im Plasma eine quellbare Substanz, das Protocollagen und eine netzartig angeordnete, das Alveolin. Der bläschenförmige Kern enthält entweder ein Morulit, wie viele Rhizopoden, oder Nukleolen in bekannter Beschaffenheit. — Die Fortpflanzung der Gregarinen endlich charakterisiert sie in besonderer Weise, wie frühere Untersuchungen hinlänglich ergeben haben. Ihre Konjugation ist als Überrest einer ehemals geschlechtlichen Vermischung aufzufassen und erklärt sich so als eine, wenngleich schon geringe, Verteilung, Ausgleichung und Mischung verschiedenartiger Eigenschaften. In dieser Hinsicht sind mithin die einzeln sich fortpflanzenden Gregarinen (und Coccidien) als niedriger stehende Organismen aufzufassen.

In physiologischer Beziehung ist die Gregarine gewissermaßen das Schema einer resorbierenden Darmzelle von Wirbeltieren und Arthropoden, wie die Opaline es ist mit Bezug auf eine bewimperte Darmzelle wirbelloser Tiere. Eine solche Auffassung zu Grunde legend, wird man, so meine ich, einstmals den Prozessen der Verdauung und Resorption näher rücken können.

Córdoba (Argentinien), im April 1891.

---

# Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	233
1. Gregarina statirae n. sp. . . . .	234
Gestalt etc. . . . .	235
Cuticula . . . . .	247
Plasma . . . . .	247
Körnerinhalt . . . . .	248
Kern . . . . .	269
Konjugation . . . . .	275
Anhang: Psorospermien . . . . .	283
2. Gregarina bergi n. sp. . . . .	286
Bewegungen . . . . .	287
Cuticula . . . . .	291
Plasma . . . . .	291
Körner . . . . .	292
Kern . . . . .	294
Epimerit . . . . .	295
3. Gregarina panchlorae n. sp. . . . .	299
4. Gregarina blaberae n. sp. . . . .	300
Cuticula . . . . .	302
Plasma . . . . .	304
Fibrillen . . . . .	307
Punktreihen . . . . .	308
Paraglykogenkörner . . . . .	311
Embryonen . . . . .	312
5. Pyxinia crystalligera n. sp. . . . .	314
Cuticula . . . . .	316
Punktreihen . . . . .	320
Krystalle . . . . .	321
Plasma und Kern . . . . .	324
Epimerit . . . . .	325
Schluß . . . . .	329



## Erklärung der Abbildungen auf Taf. VIII.

Fig. 1 bis inkl. 15. *Gregarina statirae* n. sp.

Fig. 1. Konjugation zweier etwa gleichbeschaffener Individuen. Vergr. 120  $\times$ .

Fig. 2. Ein jüngeres, aber schon freies Individuum, mit noch unvollständigem, klumpigem Inhalt. Vergr. 600  $\times$ .

Fig. 3. Drei junge Individuen hintereinander konjugiert. Vergr. 300  $\times$ .

Fig. 4. Konjugation eines vorderen kleineren mit einem hinteren größeren Individuum. In beiden ist das Protomerit undeutlich geworden. Vergr. 120  $\times$ .

Fig. 5. Bläschenartiger Kern mit einem großen, maulbeerförmigen Kernkörper. Vergr. 600  $\times$ .

Fig. 6. Ein ähnlicher Kern, nach Behandlung mit Speichel, wobei der Kernkörper verändert wird. Vergr. 600  $\times$ .

Fig. 7. Konjugation eines länglichen vorderen mit einem dickeren hinteren Individuum. Vergr. 120  $\times$ .

Fig. 8. Junges Individuum, noch ohne Scheidewand, jedoch schon mit Epimerit. Die Cuticula zeigt am Hinterende Einkerbungen. Vergr. 600  $\times$ .

Fig. 9. Konjugation eines vorderen großen mit einem hinteren kleineren Individuum. Vergr. 120  $\times$ .

Fig. 10. Vorderende eines sehr großen Individuums. Das Protomerit erscheint in das Deutomerit eingesenkt. Eine schwache Längsstreifung ist wahrnehmbar. Vergr. 400  $\times$ .

Fig. 11. Nucleus in radiär-netzartig angeordnetem Plasma liegend, nach Behandlung mit Salpetersäure. Vergr. 600  $\times$ .

Fig. 12. Ein junges Individuum mit dem knopfartigen Epimerit in einer Darmzelle steckend. Die eine Hälfte des Deutomerits zeigt bei hoher Einstellung die Längsstreifung. Vergr. 600  $\times$ .

Fig. 13. Ein ganz junges, fast kubisches Individuum. Die Cuticula erscheint größtenteils wie von Poren durchsetzt. Vergr. 1000  $\times$ .

Fig. 14. Kern eines großen Individuums nach Behandlung mit Jod-Salpetersäure. Man erkennt einen doppelten Umriß. Vergr. 600  $\times$ .

Fig. 15. Halbschematische Darstellung der Anordnung von Ekto- und Endosark eines halbreifen Individuums. Vergr. 1000  $\times$ .

Fig. 16 bis inkl. 19. *Gregarina bergi* n. sp.

Fig. 16. Jüngeres Individuum mit noch wohlentwickeltem Epimerit. Vergr. 300 X.

Fig. 17. Größeres Individuum ohne Epimerit. Vergr. 300 X.

Fig. 18. Mittleres Individuum mit verkümmerndem Epimerit. Vergr. 400 X.

Fig. 19. Kern in einem radiär-netzartigen Plasma liegend, nach Behandlung mit Sublimat-Salpetersäure. Vergr. 600 X.

Fig. 20. *Gregarina panchlorae* n. sp.

Fig. 20. Einsenkung des vorderen Individuums in das Protomerit des hinteren. Vergr. 300 X.

Fig. 21 bis inkl. 33. *Gregarina blaberae* n. sp.

Fig. 21. Junges Individuum von gedrungener Gestalt. Vergr. 300 X.

Fig. 22. Etwas älteres, langgestrecktes Individuum. Vergr. 800 X.

Fig. 23. Ein ziemlich erwachsenes Individuum. Vergr. 200 X.

Fig. 24. Jüngeres Individuum, dessen Epimerit zu verkümmern anfängt. Vergr. 300 X.

Fig. 25. Kopfscheitel, mit ringförmigem Wulste, eines großen Individuums. Vergr. 600 X.

Fig. 26. Protomerit mit der punktierten Querstreifung im Ektoplasma. Das Epimerit ist abgerissen. Vergr. 600 X.

Fig. 27. Protomerit, nach Behandlung mit Sublimat. Vergr. 600 X.

Fig. 28. Kopfteil eines jüngeren Individuums. Das wohlentwickelte Epimerit ist einer Darmzelle des Wirttieres eingesenkt. Vergr. 1000 X.

Fig. 29. Epimerit mit dem Kern einer Darmzelle verbunden (eingesenkt?). Vergr. 800 X.

Fig. 30. Vorderende eines größeren Individuums nach Behandlung mit Essigsäure und Salpetersäure. Es bleiben Fetttropfen in netziger Anordnung zurück. Vergr. 600 X.

Fig. 31. Vorderteil eines ähnlichen Individuums nach derselben Behandlung und bei hoher Einstellung des Mikroskops. Feinpunktierte Längstreifung. Vergr. 600 X.

Fig. 32. Halbschematische Übersicht über die drei Streifensysteme. Die Längstreifung geht schief. Zwischen je zwei Sarkocytfasern erkennt man in der Regel drei Punktreihen. Vergr. 1000 X.

Fig. 33. Deutomerit nach Behandlung mit Essigsäure. Vergr. 1000 X.

Fig. 34 bis inkl. 50. *Pyxinia crystalligera* n. sp.

Fig. 34. Junges abnormes Individuum, hinten eine Abschnürung aufweisend. Das Epimerit ist abgerissen. Vergr. 600 X.

Fig. 35. Ein etwa ebenso junges Individuum mit Epimerit. Vergr. 300 X.

Fig. 36. Kopfe eines reiferen Tieres mit verkümmertem Epimerit. Vergr. 500 X.

Fig. 37. Protomerit eines jüngeren Individuums mit normalem Epimerit. Vergr. 800 X.

Fig. 38. Ablösung des Epimerits durch Bildung einer Blase am Fuße desselben. Vergr. 600 X.

Fig. 39. Ein halberwachsenes Individuum. Vergr. 300 X.

Fig. 40. Übersichtsbild eines großen bandförmigen Tieres. Vergr. 100 X.

Fig. 41. Protomerit nach Abstoßung des Deutomerits. Vergr. 600 X.

Fig. 42. Protomerit nach Behandlung mit Acid. nitricum. Vergr. 600 X.

Fig. 43. Endteil eines jüngeren Individuums, mit tropfenartigem Inhalt, Einkerbungen und scheinbaren Porenzeichnungen der Cuticula. Vergr. 800 X.

Fig. 44. Ein Stück der Leibeswand. Vergr. 1000 X.

Fig. 45. Dasselbe nach Behandlung mit Acid. aceticum. Vergr. 1000 X.

Fig. 46. Endteil, nach Behandlung mit Acid. nitricum. Vergr. 600 X.

Fig. 47. Zusammenhang der hinteren Einkerbungen mit den Längstreifen. Vergr. 1000 X.

Fig. 48. Junges Individuum, noch ohne Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit. Vergr. 300 X.

Fig. 49. Halbjunges Tier, mit einem Rest des Epimerits. Der Kern mit ringartig erscheinenden Nucleolen. Vergr. 600 X.

Fig. 50. Derselbe Kern, nach Behandlung mit Salpetersäure. Vergr. 600 X.

# Eine neue Art von Drymonema.

Von

Dr. Gr. Antipa.

Hierzu Tafel IX.

---

Als Herr Prof. HAECKEL im Jahre 1887 seine zweite Reise nach Kleinasien unternahm, fand er den ganzen Golf von Smyrna erfüllt von Scharen einer bisher unbekannten Scyphomeduse; sie gehörte der merkwürdigen Gruppe der Drymonemiden an. — Da er sie bei Cordelio fand, nannte er sie Drymonema Cordelio und erwähnte sie vorübergehend unter diesem Namen, ohne sie weiter zu beschreiben, in seinem Buche über Planktonstudien<sup>1)</sup>.

Der Mangel an Zeit gestattete Prof. HAECKEL nicht, das mitgebrachte Material selbst zu bearbeiten, weswegen er die Güte hatte, mir die konservierten Exemplare zur Bestimmung und Bearbeitung zu überlassen; auch die damals nach dem Leben aufgenommenen Notizen betreffs Farbe, Größe etc. des Tieres wurden mir in freundlichster Weise zur Verfügung gestellt. Wie sehr ich mich hierfür, sowie für die Erlaubnis, in dem Laboratorium des Zoologischen Institutes arbeiten zu dürfen, dem Herrn gegenüber zum Danke verpflichtet fühle, brauche ich kaum noch zu sagen.

Bevor ich zur eigentlichen Beschreibung der neuen Spezies übergehe, halte ich es für zweckmäßig, noch einige Worte über die Geschichte dieser Tiere zu sagen. Die Drymonemiden sind semostome Discomedusen und gehören zu der, durch die bedeutende Größe ihrer Vertreter ausgezeichneten Familie der Cya-

---

1) E. HAECKEL, Plankton-Studien. Vergl. Unters. etc. Jena 1890.  
Bd. XXVII. N. F. XX.

neiden, unterscheiden sich jedoch von den übrigen Formen durch zahlreiche wichtige Merkmale, vor allen Dingen: 1) durch die ganzen Bildungsverhältnisse der Subumbrella und des peripheren Kanalsystems (einerseits Rückbildung des Kranzmuskels und der 16 breiten Radialtaschen, andererseits starke Ausbreitung der Tentakelzone und verästelten Lappentaschen), 2) durch die vollständige Verwachsung der Randlappen zu einem Velarium und die eigentümliche, völlig subumbrellare Lage der Rhopalien, die sich in einer Art Nischen verstecken.

Obwohl diese Verhältnisse sich in sehr schöner Weise auf die der übrigen Cyaneiden zurückführen lassen, wiegen oben bemerkte Unterschiede doch sehr schwer, so daß HAECKEL sich genötigt sah, aus ihnen eine besondere Subfamilie zu gründen.

Man kannte bis jetzt nur 2 Arten, die dazu gehören. Die erste wurde im Jahre 1879 von Dr. BUCCICH an der Kiste von Dalmatien gefunden und von HAECKEL in seinen „Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise“<sup>1)</sup> beschrieben; er nannte sie *Drymonema Victoria* (*δρυμός* = Wald, *νήμα* = Faden). — Ein Fragment einer von der Challenger-Expedition in der Gibraltarstraße im Jahre 1873 gefundenen Medusa soll auch damit identisch sein.

Die zweite Art, *Drymonema Gorgo* MÜLL., wurde dreimal (6./1. 57, 11./11. 60 und 3./11 61) von FRITZ MÜLLER an der Küste von Brasilien, nördlich von Desterro gefunden und in einer Notiz im Zool. Anzeiger<sup>2)</sup> beschrieben. Sie unterscheidet sich von *Drymonema Victoria* durch einige kleinere Artmerkmale, hauptsächlich aber durch die Bildung des peripherischen Kranzdarmes. — Mit *D. Gorgo* wurde auch der Beweis erbracht, daß die *Drymonemiden* kleine Tiefseemedusen sind, eine Frage die von HAECKEL offen gelassen war.

Die Beschreibung der neuen dritten Art, die ich in folgendem geben werde, stützt sich auf die Vergleichung von ungefähr 10, mit Alaun fixierten und im Alkohol konservierten Exemplaren von verschiedener Größe und Alter, die aber alle schon auf der vollständig entwickelten *Drymonema*-Stufe standen. Leider waren die Tiere infolge der Behandlung mit Alaun und auch wegen des etwas schwachen Spiritus, in dem sie gelegen hatten, nicht mehr zur histologischen Untersuchung brauchbar.

---

1) HAECKEL, l. c. p. 105—111.

2) FRITZ MÜLLER, *Drymonema* an der Küste von Brasilien. Zool. Anz., Bd. VI, 1888, p. 220—222.

Als Namen werde ich selbstverständlicherweise den von HAECKEL vorgeschlagenen als sehr passend beibehalten.

---

**Drymonema Cordello** <sup>1)</sup> n. sp.

Diese Art bildet durch die Größe ihrer Mundgardinen, ihren peripheren Kranzdarm etc. einigermaßen einen Übergang zwischen den beiden anderen Arten; doch entfernt sie sich durch mehrere Merkmale, wie z. B. die Hufeisenform der Gonaden, die Lage der Rhopalien näher dem Schirmrande etc. etc., von ihnen.

In ihrer Größe übertrifft sie gewaltig die beiden anderen; während die *D. Victoria* einen Horizontaldiameter von 0,12—0,16 m und die *Gorgo* einen Diameter von 0,3 und höchstens 0,5 m hat, besaßen unsere Tiere im lebenden Zustande durchschnittlich einen Diameter von 0,5 m, die größten aber überstiegen sogar 1 m. — Die von mir untersuchten, infolge der Konservierung zusammengezogenen Spiritusexemplare waren in allen Größen von 0,10—0,26 vertreten.

Die *Umbrella* stellt eine flach gewölbte Scheibe vor. Ihre Gallerte erreicht in der Mitte (centrale Schirmscheibe) eine ansehnliche Dicke; an dieser Stelle ist sie sehr fest und knorpelhart, am Rande aber (*Velarium*) wird sie viel dünner und zarter.

Die *Exumbrella*, welche im Leben rötlich-weiß aussieht, ist glatt und unterscheidet sich von der der anderen Arten dadurch, daß sie keinen dunklen Radialstreifen auf der Oberfläche ihrer Centralscheibe trägt. — Das *Velarium*, dessen Breite sich zum Schirmradius ungefähr wie 1:3 (3:9,5) verhält, ist stark gekrümmt und gegen die *Subumbrella* zurückgeschlagen. Auf seiner Oberfläche sieht man 72 tiefe Radialfurchen, die von seinem proximalen Teil (*Velarfurche*) bis zum Schirmrande verlaufen; zwischen diesen Furchen treten 72 andere neue auf, die aber nur von der Mitte des *Velariums* bis an den Rand gehen, so daß man jetzt im ganzen 144 Randfurchen hat; dementsprechend zeigt auch der Schirmrand 144 verhältnismäßig tiefe Kerben. Diese Furchen entsprechen den Nähten der mit den Rändern verschmolzenen Randlappen, von denen es also auch im ganzen 144 giebt, davon 16 Ocular- und 128 Tentacularlappen.

---

1) Im Laufe der folgenden Beschreibung werde ich die von HAECKEL in seiner Monographie der Medusen angewendete Terminologie benützen.



**Subumbrella.** Gleich beim ersten Blick fällt die mächtige Entwicklung des „centralen Peristomfeldes“ auf. Während nämlich bei den anderen Arten „der Radius der mittleren Zone (Tentakelzone) fast doppelt so groß ist, als der der beiden anderen (Peristomfeld und Velarium), die nahezu gleich sind <sup>1)</sup>“, ist bei unserer Art einerseits das Peristomfeld, andererseits die Mittelzone so stark zusammengedrängt und verkleinert, daß der Radius der ersteren den der zweiten beinahe übertrifft.

Die Tentakelzone selbst ist wie bei den anderen Arten durch radiale Furchen gerippt; die 8 Prinzipalfurchen, begrenzt durch 16 Prinzipalwülste, verlaufen unverzweigt bis zum Schirmrande und tragen die Sinneskolben. — Die zwischen diesen gelegenen Furchen resp. Wülste verzweigen sich immer mehr dichotomisch, bis zur Velariumfurchen, wo sie schließlich aufhören (die Art und Weise, wie das vor sich geht, kann man genauer auf der Abbildung Fig. 1 (II) sehen): in diesen Furchen liegen die Tentakeln. Diese letzteren sind sehr zahlreich und groß, im Leben sollen sie 3—6-mal so lang als der Schirmdiameter sein, ihre Farbe ist, nach den Aufzeichnungen von Prof. HAECKEL, meist weiß, in der Mitte mit einem rötlichen Kanal. — In der peripheren Lappenzone (Velarium) finden wir auch einen wichtigen Unterschied von den anderen Arten, nämlich: die Rhopalien sind sekundär aus ihrer ursprünglichen Lage, in der sie subumbral der Velarfurche dicht anlagen, nach dem Schirmrande zu gerückt, so daß sie jetzt nur etwas über der Mitte des Velariums zu liegen kommen. Während bei der *D. Victoria* ihre Entfernung vom Schirmrande ungefähr  $\frac{1}{3}$  des Schirmradius einnimmt, nimmt sie hier noch etwas weniger als  $\frac{1}{5}$  ein.

Die Rhopalien selbst zeigen einen außerordentlich interessanten Bau; leider waren die Tiere zu schlecht erhalten, um deren genauere Beschaffenheit studieren zu können. Äußerlich haben sie die Form, welche Fig. 2 angiebt; bei einem Exemplare, das ich mit Farbe injizierte, um den Verlauf der Gastro-vascularkanäle zu sehen, beobachtete ich in den 2 Lippen, welche die Sinnesnischen umgeben, eine Menge kleiner Kanälchen. Auch einige Sinushaare glaube ich in der Nische gesehen zu haben, doch kann ich das nicht mit Sicherheit angeben, da, wie gesagt, die Epithelien alle schon ziemlich stark mazeriert waren.

Das Gastro-vascularsystem zeigt auch in vielen Be-

---

1) HAECKEL, l. c. p. 107.

ziehungen Verschiedenheiten von dem der anderen Arten. Der „Knorpelring“, der das außerordentlich weite Mundkreuz umgiebt, ist an 8 gewissen Stellen (jedesmal auf den beiden Seiten eines jeden Mundkreuzschenkels) sehr stark verdickt, so daß wir 8 subradiale feste Knorpelknöpfe haben, die am Eingange in die Armrinnen stehen. In den Interradien ist der Knorpelring viel dünner und nach dem Centrum zu konkav.

Die Mundgardinen unterscheiden sich sowohl durch ihre Größe als auch durch ihre Beschaffenheit von denen der anderen Arten: Während nämlich ihre Länge bei der *D. Victoria* ungefähr dem Schirmradius gleich ist, bei der *D. Gorgo* aber den Durchmesser der Scheibe übertrifft, nehmen sie bei unserer Art die Mitte zwischen den beiden ein, sind also ungefähr  $1\frac{1}{2}$ -mal so groß wie der Schirmradius. — In die Breite sind sie außerordentlich stark entwickelt und faktenreich. Auch sind sie nicht wie bei den anderen Arten in den Interradien voneinander getrennt, sondern hängen auch hier zusammen und bilden so ein Continuum; an dieser Stelle (Interradien) haben sie eine Länge, die ungefähr derjenigen des Schirmradius gleicht. — Jede knorpelige Armrinne teilt sich, gleich wenn sie aus dem Mundkreuzschenkel ausgeht, dichotomisch, und da dementsprechend jede Gardine in der Mitte kürzer bleibt, zeigt auch jede 2 adradiale längere Zipfel.

Der periphere Kranzdarm bildet auch eine Art Übergang zwischen dem der *D. Victoria* und dem der *D. Gorgo*; während bei der ersteren jede Tentaculartasche sich 3mal gabelt, also 8 Randtaschen giebt ( $8 \times 8 + 16$  Oculartaschen = 80 Randtaschen im ganzen), gabelt sich bei der letzteren jede Tentaculartasche 4 mal und 4 von diesen letzten Randtaschen noch zum 5. Mal, also im ganzen  $8 \times 20 + 16 = 176$ . Bei unserer Art trifft die Teilung nur 4mal ein, so daß wir im ganzen  $128 + 16$  Oculartaschen = 144 Randtaschen haben.

Auch die 4 interradialen Gonaden (Fig. 1, Quadr. II u. III, Fig. 3) weichen durch ihre Form von denen der anderen Arten ab. Jede besteht aus einer blindsackförmigen Ausstülpung des Magenbodens, die Gastrogenitaltasche, auf deren innerer Wand sich das stark gefaltete Genitalband hufeisenförmig anheftet; die Wand der ersteren wird dadurch in zwei geteilt und sieht so aus, wie zwei auf die beiden Seiten des Hufeisens aufgespannte Membranen. — Auf die innere Fläche der inneren Wand der Genitaltasche setzen sich in zwei Büscheln die großen, aber wenig zahlreichen Gastralfilamente an (vergl. hierzu Fig. 3 *gf*). Die Genital-

ostien liegen am Eingange in die Mundöffnung und sind von einem Knorpelring umgeben.

Nachdem wir mit der speziellen Beschreibung fertig sind, wollen wir nun die Unterschiede von den anderen Arten und die Hauptresultate kurz zusammenfassen und folgende

### Spezies-Diagnose

aufstellen.

Schirm flach gewölbt, scheibenförmig; Velarium sehr breit, mit gekerbtem Rande und 144 exumbralem Radialfurchen, zwischen welchen 144 Randlappen vortreten. 8 Rhopalien, etwas über der Mitte des Velariums gelegen, in tiefen Nischen der Subumbrella, um ungefähr  $\frac{1}{5}$  des Schirmradius vom Schirmrande entfernt. 4 perradiale Mundgardinen, deren 8 Zipfel mehr als  $1\frac{1}{2}$ -mal so lang als der Schirmradius sind, hängen in den Interradien miteinander zusammen und decken die Subumbrella vollkommen. Ein weiter „Knorpelring“ des Mundes mit 8 subradialen, dicken „Knorpelknöpfen“. 144 (128 tentaculare und 16 oculare) Randtaschen des Gastro-vascularsystems. Tentakel sehr lang und zahlreich, nur auf der Mittelzone der Subumbrella. Gonaden hufeisenförmig, herabhängend.

Jena, 4. September 1891.

---

## Tafelerklärung.

---

### Tafel IX.

Fig. 1<sup>1)</sup>. *Drymonema Cordelio* von der Subumbrellaseite aus gesehen. Um  $\frac{1}{3}$  verkleinert. — Nur auf der einen Hälfte (I) sind die Mundgardinen ganz geblieben, auf der anderen sind sie weggeschnitten, damit man die übrigen Organe der Subumbrella sehen kann. — In dem mit II bezeichneten Oktant sind die Tentakeln weggenommen, man sieht nur ihre Ansatzstelle und die Art und Weise der Verzweigung der Radialfurchen in der Tentakelzone. — Bei (x) bemerkt man den Eingang in der abgeschnittenen Gastrogenitaltasche. In dem Quadrant III sind 1) die Tentakeln und 2) eine von den hufeisenförmigen Gonaden zu sehen; das Genitalband tritt nach dem Munde zu aus der Genitaltasche etwas heraus. — In Oktant IV ist das Gastro-vascularsystem dargestellt; c = Kanäle (Randtaschen), vl = Verwachsungsleisten.

Fig. 2. Ein Rhopalium. 12mal vergrößert.

Fig. 3. Eine Gonade, von der nach dem Centrum zugekehrten Seite aus gesehen; die innere Wand ist abgeschnitten und umgeschlagen, damit man die auf ihr inserierten Gastralfilamente (gf) sehen kann. gd = Geschlechtsdrüse, gm = Gastrogenitalmembran.

---

1) Fig. 1 ist von Herrn Lithograph Giltsoh gezeichnet, dem ich hierdurch für die besondere Mühe, die er sich dabei gegeben hat, herzlichst danke.

---

# Die Lokalisation der Oxalsäure in der Pflanze.

Von

**Dr. Rudolf Giessler.**

Einer Reihe pflanzlicher Substanzen, über deren Bedeutung im Haushalt der Pflanzen wenig Sicheres bekannt war, müssen wir nach den Untersuchungen von STAHL <sup>1)</sup> jetzt wenigstens die eine Aufgabe zuerkennen, die Pflanze im Kampfe mit der Tierwelt gegen deren Angriffe zu schützen. Hierbei kommen sogenannte spezifische Pflanzenstoffe (Alkaloide, Gerbstoffe, Bitterstoffe, ätherische Öle, Milchsäfte u. a. m.) in Betracht, deren zum Teil giftige Wirkungen schon längst bekannt sind. Wenn wegen letzterer Eigenschaft dieselben schon früher als Schutz- und Verteidigungsmittel der Pflanze hingestellt worden sind, nämlich von KUNTZE <sup>2)</sup>, FOCKE <sup>3)</sup>, ERRERA <sup>4)</sup>, KERNER <sup>5)</sup> u. s. w., so ist diese Ansicht jedoch nie durch planmäßig ausgeführte Versuche gestützt worden. Bekanntlich hat STAHL <sup>6)</sup> in dieser Frage eine Entscheidung mittelst des zum ersten Male in großem Maßstabe angewandten Experimentes herbeigeführt. Durch seine Versuche, zu welchen er hauptsächlich die als Pflanzenfeinde gefürchteten Schnecken benutzte, ist die Bedeutung der angeführten Stoffe als Schutzmittel für feststehend zu betrachten. Selbstverständlich soll hiermit nicht gesagt sein, daß sie nicht noch andere Funktionen zu erfüllen hätten.

---

1) E. STAHL, Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. Jena, G. FISCHER, 1888.

2) O. KUNTZE, Schutzmittel der Pflanzen gegen Tiere und Wetterungunst. Leipzig 1877.

3) W. O. FOCKE, Die Schutzmittel der Pflanze gegen niedere Pilze. Kosmos, Bd. X. Stuttgart 1881—82.

4) ERRERA, MAISTRIAU et CLAUTRIAU, Recherches sur la localisation et signification des alcaloïdes. Bruxelles 1887.

5) KERNER, Pflanzenleben. I. Bd., pag. 400.

6) E. STAHL, l. c.

Die im Pflanzenreich weit verbreitete Oxalsäure oder deren saures Kaliumsalz, das Kaliumbioxalat ist von STAHL ebenfalls in den Bereich seiner Untersuchungen gezogen worden, und nach diesen können beide neben dem Gerbstoff zu den wirksamsten Schutzsekreten gezählt werden. Nach STAHL's Versuchen nämlich bleiben Oxalsäure führende Pflanzen, außer bei bedeutend gesteigerter Nahrungsnot, von Schnecken unberührt, während ausgelaugte Exemplare rasch verzehrt werden. Überraschend ist das Experiment, nach welchem von den Schnecken sehr gesuchte Nährobjekte (*Daucus carota*), mit Kaliumbioxalatlösungen von nur 1 pro mille getränkt, wenigstens eine Zeit lang vor dem Benagen von seiten dieser gefräßigen Tiergruppe gesichert sind. Dieses Ergebnis, ebenso wie die Thatsache, daß das Betropfen der Versuchstiere mit der gleichen schwachen Lösung schon starke Reizwirkungen bei diesen zur Folge hat, erscheint um so bemerkenswerter, als der Zellsaft der in Betracht kommenden Pflanzen eine viel höher konzentrierte Säurelösung als die hier angegebene darstellt.

Fassen wir die Lokalisation der Schutzstoffe in das Auge, so begegnen wir der wichtigen Thatsache, daß die Ablagerung in den Geweben für viele derselben eine periphere ist.

Für den Gerbstoff sind als Ablagerungsorte größtenteils die Epidermis mit deren Anhangsgebilden und die Gefäßbündelscheiden durch zahlreiche Arbeiten der letzten Jahre festgestellt worden <sup>1)</sup>.

ERRERA, MAISTRIAU und CLAUTRIAU <sup>2)</sup> wiesen für einige Alkaloide ein fast gleiches Verhalten nach. Diesen Untersuchungen schließen sich diejenigen von DE WEVRAS <sup>3)</sup> über die Lokalisation des Atropins bei *Atropa Belladonna* an, durch welche vorwiegend die Oberhaut, subepidermales Parenchym und Phloëm als Speicherorte des Alkaloids erkannt worden sind. Das Veratrin ist nach BORSCOW <sup>4)</sup> in ähnlicher Weise, nämlich in den Epidermen der Wurzel, der unterirdischen Stengelteile und Zwiebelchuppen lokali-

---

1) Vergl. die Gerbstofflitteratur, zusammengestellt bei KRAUS, Physiologie des Gerbstoffes, Leipzig 1889, und bei L. BRAEMER, Les Tannoides. Introduction critique à l'histoire physiologique des Tannins, Toulouse 1891.

2) ERRERA, MAISTRIAU und CLAUTRIAU, l. c.

3) A. DE WEVRAS, Journal de Pharmacie et de Chimie, I, March., pag. 262.

4) Beiträge zur Histochemie der Pflanzen. Botan. Zeitung, 1874, pag. 17.



siert. Analoge Resultate erhielt ferner VOIGT<sup>1)</sup> für die von STAHL als wirksame Schutzsekrete erkannten Lauchöle der Alliumarten. Die ätherischen Öle der letzteren werden nach diesen Untersuchungen in den Wurzeln, Stengeln, Blattstielen und Blättern innerhalb der Epidermen und Schutzscheiden gespeichert.

Die Wichtigkeit der peripheren Ablagerung dieser Schutzstoffe leuchtet ohne weiteres ein, da eine derartige Anordnung auf dem Querschnitt der Organe das unbedingt notwendige Erfordernis zur erfolgreichen Verteidigung der wertvolleren, inneren Gewebe darstellt. STAHL konnte auf die Bedeutung dieser Verhältnisse für die Abwehr kleiner Tiere nach seinen Untersuchungen ganz besonders hinweisen. Er spricht außerdem die Vermutung aus, daß für viele andere, durch seine Versuche als Schutzmittel charakterisierte Stoffe eine Oberflächenlagerung noch gefunden werden würde<sup>2)</sup>.

Die Verteilung der Oxalsäure in der Pflanze ist von diesem Gesichtspunkte aus noch nicht näher studiert worden. Ich habe mir daher in der folgenden Untersuchung die Aufgabe gestellt, ihr Auftreten innerhalb des Pflanzenkörpers zu verfolgen und zu untersuchen, ob und wie weit die gefundenen Thatsachen mit der Schutzmittelfunktion der Oxalsäure in Einklang zu bringen seien. Ich will gleich mitteilen, daß sich in der Verteilung der Oxalsäure eine weitgehende Analogie mit derjenigen der vorerwähnten Schutzstoffe ergeben hat. Namentlich fällt, ebenso wie bei diesen, für die Oxalsäure gleichfalls die Ablagerung in den peripherischen Geweben auf.

Im Einzelnen lieferte meine Arbeit außerdem einige Beiträge zu der Erscheinung des Vikariierens von Schutzmitteln, welche von STAHL im letzten Kapitel seines zitierten Buches besprochen ist und in unserem Fall neue Belege für die Schutzmittelfunktion der Oxalsäure bietet.

Für die Untersuchung kommen natürlich nur oxalsäurehaltige Pflanzen mit hervortretender Acidität in Betracht, wobei letztere vorwiegend durch das in der Pflanze gelöste Kaliumbioxalat bedingt wird<sup>3)</sup>. Die Frage, ob dieses oder die freie Oxalsäure im

1) A. VOIGT, Lokalisierung des ätherischen Öles in den Geweben der Alliumarten. Arb. d. Hamburger Bot. Mus., 1889.

2) STAHL, l. c. pag. 119 ff.

3) HUSEMANN, Pflanzenstoffe. Berlin 1884. — AD. MAYER, Über die Bedeutung der organ. Säuren in den Pflanzen. Landwirtsch. Versuchsstationen, XVIII., pag. 410. — A. TSCHIRCH, Angewandte Pflanzenanatomie, I., pag. 140. — O. WARBURG, Über die Bedeutung d. organ.

Zellsaft vorhanden war, ist bei der gleichen Giftwirkung beider Stoffe und bei analogem chemischen Nachweis in Rücksicht auf die biologische Fragestellung der Arbeit ohne Bedeutung. In der Folge habe ich deshalb der Kürze halber gewöhnlich die Bezeichnung Oxalsäure oder Säure gewählt.

Von bisherigen Angaben über Säureverteilung (oxalsaure Pflanzen inbegriffen), ist das Folgende bekannt. Nach der allgemeinen Regel von KRAUS<sup>1)</sup>, auch anwendbar für Pflanzen mit nicht hervortretendem Säuregehalt, sind die Gesamtsäfte der einzelnen Pflanzenorgane insofern ungleich sauer, als die Blätter am erheblichsten, die Wurzeln am wenigsten Säure enthalten, während der Stengel mittlere Acidität besitzt. KRAUS findet außerdem im Stengel die Rinde resp. das grüne Gewebe saurer als das Mark und den (gewöhnlich chlorophyllärmeren) Blattstiel säureärmer als die Blattoberfläche. Bei WARBURG<sup>2)</sup> findet sich neben der Bestätigung dieser Angaben der Zusatz, daß das Wassergewebe der Blätter in der Regel säureärmer als das grüne Gewebe ist und ferner die Blüten meist höheren Säuregehalt als die Blätter besitzen. Als Resultat der Untersuchungen von BERTHELOT und ANDRÉ<sup>3)</sup> über die Verteilung der Oxalsäure in *Rumex acetosa* zeigte sich, daß bei Bestimmung der relativen Acidität der einzelnen Organe die Wurzel nur Spuren von Säure enthielt. Die oberirdischen Teile speicherten ziemlich beträchtliche Säuremengen, so daß sich das Aciditätsverhältnis von Wurzel zu Blattstiel oder Hauptnerven zur Blattspreite wie 0 : 1 : 3 stellt. In den angeführten Arbeiten ist, wie ersichtlich, stets die Säuremenge ganzer Pflanzenorgane bestimmt und weniger auf die Säureverteilung in den einzelnen Geweben geachtet worden, so daß für uns direkt verwertbare Resultate nicht vorhanden sind. Auf einige derselben wird jedoch noch zurückzukommen sein.

---

### Die mikrochemisch-anatomische Methode, die es ermöglicht,

---

Säuren für die Lebensprozesse der Pflanzen. Tübinger Untersuchungen, Bd. II, Heft I, pag. 58.

1) KRAUS, Über die Wasserverteilung in der Pflanze. IV. Die Acidität des Zellsaftes. Abhandlung der Naturf. Gesellsch. zu Halle, XVI, Bd. II.

2) WARBURG, l. c.

3) Über die Bildung der Oxalsäure in Pflanzen. Studie über *Rumex acetosa*. Comptes rend. T. CII, p. 995.

den Säuregehalt jeder einzelnen Zelle *in situ* nachzuweisen, war für die vorliegende Untersuchung die allein geeignete.

Der Nachweis der Oxalsäure geschah nach vergleichenden Reaktionsversuchen mit verschiedenen in Frage kommenden Reagentien durch Chlorcalcium. Dasselbe bewirkt in den angewendeten, ziemlich konzentrierten Lösungen ein schnelles Abtöten der eingelegten Objekte und innerhalb der Gewebe eine präzise Ausfällung des oxalsauren Kalkes. Um die bei Einwirkung des Calciumchlorids auf lösliche oxalsaure Salze entstehende Salzsäure unschädlich zu machen, wurde zur Neutralisation beim Injizieren Natriumacetat verwendet. Das Verfahren, auf Längs- und Querschnitte unter dem Mikroskop das Reagens einwirken zu lassen, erwies sich als unvorteilhaft, weil an den Schnitten die leicht herausdiffundierende Säure nicht an ihrem ursprünglichen Lagerort gefällt wird.

Gewöhnlich injizierte ich die Objekte mit Chlorcalcium (1 Teil auf 3—4 Teile Wasser) unter Anwendung der Luftpumpe. Die einzulegenden Pflanzenteile dürfen dabei nicht mit Einschnitten, um etwa das Eindringen des Reagens zu fördern, versehen werden, da durch dieses Verfahren eine präzise Fällung, ebenfalls aus den eben erwähnten Gründen, in der Nähe der Schnittträger unmöglich wird. Das im Reagens abgetötete Material wurde im Wasser ausgewaschen und für die mikroskopische Untersuchung in absolutem Alkohol gehärtet. In vielen Fällen kann verwertbares Material durch Eintauchen von Pflanzenteilen in kochende Chlorcalciumlösung gewonnen werden.

Ohne ausführliche quantitative Bestimmung vorzunehmen, schloß ich auf die Menge der vorher vorhandenen Säure aus der Quantität des gebildeten Niederschlags, und es hat sich dieser allerdings nur approximative Rückschluß bei der gewählten Fragestellung für ausreichend genau erwiesen.

Was die Formen des gefällten Kalkoxalats betrifft, so waren dieselben in den verschiedenen Geweben und selbst innerhalb der einzelnen Zellen ungemein wechselnd. Meistens lagen außerordentlich unregelmäßige Gestalten vor. Die Unterschiede der Säurekonzentration bestimmter Gewebe oder Zellen nach den gefällten Krystallformen zu bestimmen, wie es nach den Versuchen von

---

1) L. KNY, Über Krystallbildung beim Oxalat. Ber. der d. bot. Ges. V, p. 387.

2) F. G. KOHL, Anatomisch-physiolog. Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.

KNY<sup>1)</sup> und von KOHL<sup>2)</sup> vielleicht hätte angestrebt werden können, war aus diesem Grunde nur in wenigen Fällen möglich.

Das niedergeschlagene Kalkoxalat stellt häufig eine äußerst feinkörnige, kryptokrystallinische Masse dar, die entweder außerhalb oder innerhalb des kontrahierten Plasmaschlauchs erscheint. Das abgetötete Plasma mit dem anlagernden, feinkörnigen Aggregat ergibt bei gekrenzten Nicols nur eine schwache Polarisationswirkung, die bei Anwendung von Lösungsreagentien sofort aufgehoben wird. Diese Verhältnisse liegen gewöhnlich in Zellen von wenig beträchtlicher Acidität oder in langgestreckten und flachen Zellen vor, in denen ein eingengter Saft Raum die Ausbildung größerer Krystallindividuen verhindert. Beispiele hierfür finden sich in den Blattstiel- und Stengelepidermen, ferner gewöhnlich in den Zellen des Assimilationsparenchyms.

Sphaerite von mannigfachster Gestaltung wurden vielfach beobachtet, sie entsprechen gewöhnlich den bei KOHL<sup>1)</sup> abgebildeten Formen, zeigen allerdings öfter eine centrale Höhle oder zerklüftetes und zerfressenes Äussere. Dieselben durchsetzen in einer großen Mehrzahl von Fällen die Zellmembranen und zwar ist diese Niederschlagsart für sehr dünnwandiges Gewebe charakteristisch, wie wir es z. B. in Blüten- und Kelchblättern, Blattstipulae und schließlich auch Blattstielepidermen der Oxalideen und Begonien mehrfach antreffen. In manchen Gewebepartien konnte das gesamte gefällte Kalkoxalat der Zelle in dieser Lagerung und Gestaltung sich präsentieren. Krystalle von wirklich regelmäßiger Ausbildung wurden relativ selten beobachtet, dagegen waren Gestalten mit geringer Anzahl ausgebildeter Krystallflächen und von schwer erkennbarem System desto häufiger. Nur in verhältnismäßig wenigen Fällen bestand in Zellen mit größerem Zellsaft Raume und größerer Acidität der gesamte Niederschlag aus regelmäßigen, monoklinen Krystallen, den sogenannten rhombischen Tafelchen. (Beispiele hierfür liefern die großen Blattstiel- und Blütenstengelzellen einiger *Oxalis* species.) Am allerhäufigsten war in den weitleumigen Zellelementen der ausgefällte oxalsaure Kalk in formlosen Klumpen zusammengeballt. Dieselben waren stark lichtbrechend, von Bogenflächen begrenzt und meist stark zerklüftet. Sie sind anzusehen als Krystall- und Sphaeritkonglomerate, zusammengesetzt aus reduzierten und stark verzerrten Einzelindividuen oder auch als Übergangsformen zwi-

---

1) F. G. KOHL, l. c.

schen beiden Erscheinungen. Diese merkwürdigen, geballten Massen machen entweder die gesamte Niederschlagsmenge einer Zelle aus oder es können neben solchen Klumpen außerdem noch regelmäßige oder halbregelmäßige Krystalle und Sphaerite neben Kalkoxalat in Sand- und Körnerform gefällt sein.

Näher darauf einzugehen, durch welche Bedingungen diese komplizierten Verhältnisse bei der Ausfällung des Kalkoxalates in der Pflanze geschaffen werden, halte ich an dieser Stelle für unangebracht. Es ist selbstverständlich anzunehmen, daß das Entstehen einer bestimmten Kalkoxalatform und die Lagerung derselben innerhalb der Zelle in der Hauptsache von dem Konzentrationsgrad der einwirkenden Stoffe und der Schnelligkeit der Einwirkung des Fällmittels abhängig ist <sup>1)</sup>).

Zur Prüfung des erhaltenen Niederschlags wurden die für das Kalkoxalat charakteristischen Erkennungsreagentien, Essigsäure, Salzsäure, Salpetersäure und Schwefelsäure angewendet. Ausgezeichnete Dienste leistete Schwefelsäure, durch welche bei genügender Verdünnung sehr geringe Niederschlagsmengen durch sofortiges Aufschießen von Gypsnadeln ermittelt werden konnten. Erfolgreiche Verwendung fand auch der Polarisationsapparat, besonders für vorher in Chloralhydrat durchsichtig gemachte Schnitte und ganze Blätter. Im Bezug auf letztere war das Verfahren mit Chloralhydrat besonders angebracht um zu einem klaren Urteil in der Säureverteilung über die ganze Blattfläche zu gelangen.

Das Untersuchungsmaterial bestand aus Species der Gattungen *Rumex*, *Oxalis* und *Begonia* des hiesigen botanischen Gartens. Verschiedene interessante, für unsere Zwecke gut sich eignende Oxalisspecies erhielt ich aus dem Freiburger botanischen Garten, für deren gütige Überlassung ich Herrn Professor HILDEBRAND ganz besonders Dank schuldig bin.

Jede Species wurde wegen des vielfach bemerkbaren adstringierenden Geschmacks zugleich auf Gerbstoff unter Verwendung von Kaliumbichromat untersucht. Für diese Doppelinjektion wurden beiderseitig Versuchsstücke derselben Pflanze und nahezu gleich ausgebildete Organe ausgewählt. Zur Kontrolle sind stets einige derselben halbiert und die verschiedenen Hälften zur Gerbstoff- resp. Säureuntersuchung herangezogen worden. Die mit Kaliumbichromat behandelten Stücke dienten zugleich als

---

1) F. G. KOHL, l. c.  
L. KNY, l. c.

Kontrollobjekte, um über das eventuelle Vorhandensein schon vorher in der Pflanze abgelagerten Kalkoxalats Aufschluß zu bekommen.

Was die Untersuchung auf Gerbstoff mittelst Kaliumbichromat betrifft, so weiß ich sehr wohl, daß nach neueren Arbeiten durch dieses Reagens außer Gerbstoffen auch chemisch mit diesem nicht verwandte Substanzen den bekannten braunen Niederschlag geben. Durch die Bezeichnung „Gerbstoff“ soll daher über die chemische Natur der durch Kaliumbichromat gefällten Stoffe nichts gesagt sein. Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß, soweit darauf geprüft wurde, die betreffenden Substanzen außer der Chromatreaktion den adstringierenden Geschmack und diejenigen Reaktionen mit Kupferacetat, Eisenchlorid u. a. zeigten, welche von den Chemikern bis vor kurzem für die als „Gerbstoffe“ hingestellten Körper angegeben worden sind.

Die folgenden Untersuchungen wurden mit freundlicher Unterstützung des Herrn Professor STAHL ausgeführt. Demselben für sein lebenswürdiges Entgegenkommen meinen ergebensten Dank auszusprechen, ist mir eine angenehme Verpflichtung.

## II. Untersuchungen an Rumexarten.

Die Aciditätsverhältnisse sind innerhalb einer und derselben Gattung an besonders geeigneten Species etwas ausführlich dargestellt worden, während für die übrigen bei der vielfach vorhandenen Gleichheit der Resultate nur abweichende Vorkommnisse hervorgehoben sind. Die ersten Untersuchungen erstreckten sich auf Rumexarten, speziell auf Rumex acetosa, welche Art bezüglich ihres Säuregehaltes ungefähr eine Mittelstellung unter den säureführenden Species aller drei Gattungen einnimmt. Wenn daher die untersuchten Formen oder deren Teile im Laufe der Darstellung als säurereich oder säurearm bezeichnet werden, so liegen dieser Abschätzung als Maßstab die bei Rumex acetosa vorgefundenen Verhältnisse zu Grunde.

### Rumex acetosa.

An den Blättern des Sauerampfers führt die Epidermis der Unterseite die meisten Spaltöffnungen. Die Spreite besteht aus ein- oder zweischichtigem Palissadenparenchym und engmaschigem Schwammgewebe, welches unterhalb der Palissadenschichten Zellen mit Kalkoxalatdrusen und Einzelkrystallen enthält. Auf der



Ober- und Unterseite des Blattes sitzen mehrzellige, papillöse und längere, starre, einzellige Haare. Letztere sind besonders häufig an der Nervenunterseite, ferner kommen sie vor am Blattstiel und am Stengel und zwar an letzteren besonders in der Blütenregion. Sie besitzen eine durch vorspringende Cuticularknötchen oder -Leisten bedingte, raue Oberfläche, eine Erscheinung, die man an den Epidermiszellen des Blattrandes und des Stengels mehrfach nachweisen kann. Die gestielten, grundständigen Blätter sind in ihrem Bau von den Stengelblättern nicht verschieden. Der erhaltene Kalkoxalatniederschlag war in den Blättern meist feinkörnig, kryptokrystallinisch.

In den beiderseitigen Epidermen ausgewachsener Blätter ist die Säure am stärksten angehäuft. Die Zellen sind nicht im gleichen Maße säurespeichernd, denn neben säurereichen, mit Niederschlag fast angefüllten sind leicht säureärmere oder sogar säurefreie zu unterscheiden. Letzteres bezieht sich nur auf die Schließzellen der Spaltöffnungen und deren Nebenzellen, wobei die Schließzellen immer säurefrei sind. Die in der Vierzahl vorhandenen Nebenzellen dagegen waren bald alle säurefrei, oder es führten nur einzelne derselben geringe Säuremengen. In der unteren Epidermis läßt sich daher bei der bedeutend größeren Anzahl von Spaltöffnungen gegenüber der Oberseite meist ein beträchtlicher Ausfall von Säure feststellen.

In den Krystalldrüsenzellen habe ich keine weitere Ausfällung beobachten können.

Die nach dem Blattrand zu länger gestreckten, und wie schon erwähnt, mit körnig verdickten und überhaupt mit stärkeren Membranen versehenen Zellen enthalten weniger Säure als diejenigen der Blattfläche; ähnlich verhalten sich die kurzen, borstigen Haare, während die papillösen Haare sich stets als säurefrei erweisen.

Untersuchungen an minder entwickelten Blättern ergeben weniger deutliche Resultate, da die Säuremengen sich um so geringer zeigen, je jünger die Blätter sind. Wenn dies auch in gewissem Grade nach der allgemeinen Aciditätsregel, nach welcher für die einzelnen Organe der Pflanze die Säuremenge mit dem Alter relativ zunimmt, vorausszusehen war <sup>1)</sup>, so wurde für *Rumex acetosa* das Zurückweichen der Säure in der Epidermis der Stengelblätter nach jüngeren Organen zu als auffällig schnell festgestellt. Schon gut entwickelte, gegenüber ausgewachsenen um die Hälfte

---

1) G. KRAUS, l. c.

kleinere Blätter enthielten sehr geringe Säurequantitäten. Etwas veränderte Verhältnisse liegen bei den grundständigen, am Standort gewöhnlich im Gras verborgenen Blättern vor. An diesen waren in kleinen, unentwickelten Spreiten noch erhebliche Mengen Säure nachweisbar. Man kann dies schon an dem Geschmack erkennen, auch belehrt derselbe sogleich darüber, daß mit dem Zurücktreten der Säure der Gerbstoff sich bemerkbar macht. Von dem gleichzeitigen Auftreten des Gerbstoffes in den Geweben soll jedoch erst später die Rede sein.

In manchen Fällen dehnte sich in jüngeren Blättern, in denen der Säurenachweis noch deutlich gelang, der Säuremangel auf einen größeren Umkreis um die Spaltöffnungen aus. Nur wenige mit Säure erfüllte Zellen fanden sich in der unteren, eine größere Anzahl in der oberen Epidermis. Blätter in den jüngsten Stadien der Entwicklung, welche eben entfaltet oder noch von den Blattstipulae eingehüllt sind, zeigen keine Spur von Säure.

Die Epidermis des Mittelnerven ist in jüngeren Blättern, in denen die Oberhautzellen der Blattfläche schon beträchtlichen Säuremangel erkennen lassen, vor allem nach der Blattbasis zu säurereich, ebenso das Parenchym. Die stärkeren, sekundären Nerven schließen sich nur bezüglich des Parenchyms dem Hauptnerven an.

Die Oberhaut des Blattstiels ist säureärmer als die Blattoberhaut, und das subepidermale Collenchym enthält nur Spuren von Säure. Das Parenchym ist hingegen säurereich, und dieses gilt sowohl für das peripher gelegene, als für das Markparenchym. Das an das grüne Gewebe anstoßende Rindenparenchym, speichert in seinen großen Zellen Säurequantitäten, wie sie bei *Rumex acetosa* in keinem anderen Gewebe gefunden werden konnten. Die Bestandteile des Gefäßbündels sind wie schon im Blatt auch hier säurefrei.

Der Stengel ist überall und hauptsächlich in der Blütenregion reich mit mechanischen Elementen versehen. Die Kanten sind durch Collenchympartien gestärkt, während starkes, die Gefäßbündel zum Teil umfassendes und zum konzentrischen Ring zusammenschließendes Sklerenchym beinahe die Hauptmasse des Gewebes ausmacht. Bei diesem Mangel an saftreichen Gewebeelementen steht daher der relative Säuregehalt im Stamm der Pflanze demjenigen des Blattstiels bedeutend nach. Die Epidermis der stärkeren Stengelpartien birgt ebenso wie das Collenchym geringe Säurequantitäten und es

muß in der Sproßaxe von *Rumex acetosa* das Parenchym als das säurereichste Gewebe bezeichnet worden. Für die Gefäßbündelteile bleiben die für den Blattstiel angegebenen Thatsachen bestehen, und ich bemerke gleich an dieser Stelle, daß die Säureleere der Gefäßbündelelemente ganz allgemein für die untersuchten Species der drei Gattungen festzustellen ist. Nach der Blütenregion nimmt die Säuremenge in allen Geweben schnell ab, so daß die obersten Internodien nur noch im Parenchym einigermaßen säurehaltig sind. Das Zurücktreten der Säure in der Blütenregion fällt um so mehr auf, als man gewohnt ist, in derselben häufig eine Verstärkung der bereits vorhandenen Schutzmittel zu beobachten. Sämtliche Blütenteile: Perigon, Fruchtknoten, Staubfäden und Griffel sind säurefrei.

Die nach früheren Untersuchungen selbst bei Pflanzen mit hervorragender Acidität als säureärmstes Organ hingestellte Wurzel, für welche bei *Rumex acetosa* nach genauer quantitativer Methode von BERTHELOT und ANDRÉ<sup>1)</sup> keine oder nur Spuren von Oxalsäure konstatiert worden waren, fand ich stets vollständig säureleer.

Bei der Untersuchung von *Rumex acetosa* fällt störend die gleichzeitige Anwesenheit von Gerbstoff in das Gewicht. Derselbe, mit der Säure zum Teil in dem gleichen Gewebe auftretend, wird durch Chlorcalcium, sobald er in stärkerer Konzentration vorhanden ist, als grau-schwärzliche oder auch als bräunliche Masse niedergeschlagen, welche ein deutliches Hervortreten des gefällten Kalkoxalats verhindert. Wegen dieser Unannehmlichkeit ist *Rumex acetosa*, noch weniger *Rumex acetosella* geeignet, ein klares Bild der Säureverteilung zu geben. Als vorzügliches Objekt innerhalb der Gattung kann dagegen in dieser Hinsicht die folgende Species, *Rumex scutatus* gelten, welche bei größerem Säurereichtum wenig Gerbstoff enthält.

### ***Rumex scutatus.***

Die ziemlich succulenten Blätter dieser sehr sauren Ampferart zeigen ähnlichen Bau wie diejenigen von *Rumex acetosa*. Es finden sich auch die kleinen mehrzelligen, köpfchenförmigen Haare wieder, die hier ebenfalls säurefrei sind.

An ausgewachsenen Blättern können bei *Rumex scutatus* besonders deutlich die beiden Epidermen als Speichergewebe der

---

1) BERTHELOT und ANDRÉ, l. c.

Säure erkannt werden. Obere und untere Epidermis bergen davon fast gleiche Mengen, nur wird ein geringer Säureausfall für die Unterseite durch die Säureleere der Spaltöffnungsschließzellen bedingt. Die bei *Rumex acetosa* beobachteten Unregelmäßigkeiten in der Säureverteilung bezüglich der Nebenzellen fielen hier weg. Keine Region der Blattfläche war durch besondere Säureanhäufung ausgezeichnet, so daß die Oberhaut in der Gegend der Blattspitze, am Blattgrund und am Blattrand ebenso säurehaltig als an den mittleren Blattpartien ist.

Die Säure nimmt nach den jüngeren Blättern zu, in den Epidermen nicht so schnell ab, als es bei *Rumex acetosa* der Fall ist. Blätter, an Fläche um die Hälfte kleiner als ausgewachsene, haben relativ viel Säure in beiden Oberhäuten und selbst in unentfalteten, zusammengerollten Blättchen ist noch deutlich Säure nachzuweisen.

*Rumex scutatus* giebt bezüglich des Blattes auch genauen Aufschluß über den Säuregehalt des Chlorophyllgewebes. Säure enthalten die an die Epidermen grenzenden Chlorophyllschichten, die aus größeren, chlorophyllärmeren Zellen bestehen, während die mittleren Zellschichten des Blattes außer den zahlreichen Krystalldrusen kein Kalkoxalat erkennen lassen. Gegenüber den Säurequantitäten der Epidermen müssen jedoch diejenigen der angegebenen Chlorophyllschichten als geringe bezeichnet werden.

In jungen, saftigen Stipulargebilden sind hauptsächlich die Epidermen die Säurespeicher, nur nach der Basis zu gehen sie dieses Vorzugs verlustig, da alle Gewebsschichten gleich große Säurequantitäten enthalten. Nach dem nur aus zwei kleinzelligen Zellschichten bestehenden Spitzenteil der Stipulae tritt die Säure erheblich zurück. Bemerkenswert ist, daß die von ihnen umschlossenen, jungen Blättchen vollständig säurefrei sind.

Die Blattstielepidermis führt relativ weniger Säure als die Oberhaut der Blätter. An den Kanten ist der Säureinhalt der Zellen ein geringerer als an den übrigen Stellen des Umfangs. Merkwürdig dabei ist, daß manche Zellen von Niederschlag ganz erfüllt angetroffen werden, während bei anderen das Gegenteil der Fall ist. Im grünen Rindengewebe des Blattstiels wurden geringere Säuremengen gefunden, die aber nach dem mehr central gelegenen, chlorophyllarmen Gewebe zu sich verstärken. Dieses zwischen Chlorophyll und Säure, hier wie im Blatt sich ergebende antagonistische Verhältnis kann überhaupt als Regel gelten und es läßt sich dasselbe an jedem weiteren Untersuchungsobjekt mit Leichtigkeit verfolgen.

Eine Bevorzugung der Gefäßbündelscheide als Säureablagerungsort analog dem bekannten Verhalten anderer chemischer Schutzstoffe ist nicht zu bemerken, im Gegenteil finden sich in dem die Gefäßbündel umgebenden kleinzelligen Gewebecylinder nur unerhebliche Säuremengen.

Im Stengel, wo ebenso wie bei *Rumex acetosa* durch Ausbildung beträchtlicher, mechanischer Gewebepartien die Gelegenheit zur Säureablagerung verringert wird, enthält die Epidermis noch hinreichende Mengen sauren Saftes. Im saftreichen Mark finden sich langgestreckte, große Zellen, welche bei einer Länge von 0,6—0,7 mm oft enorme Säurequantitäten enthalten.

In Krystalldrüsenzellen, in denen die Kalkoxalatgebilde fast den ganzen Zellraum beanspruchen, wurden, und es gilt dies für alle untersuchten Pflanzen, niemals durch Chlorcalcium Fällungen erzielt.

In der Blütenregion sind die Stengelinternodien viel säurereicher, als bei der vorigen Species wie dies schon der Geschmack und das Fällen des ausgepreßten Saftes beweist; allerdings muß hervorgehoben werden, daß die Epidermis ebenfalls nicht sehr hervorragenden Anteil an der Säurespeicherung nimmt, sondern wie dort diese Funktion mehr den parenchymatischen Elementen überläßt.

Das Perigon ist in allen Zellschichten gering säurehaltig, dagegen sind die kleinen Blütendeckblätter, solange sie unentwickelte Blüten schützend einhüllen, säurereich und speichern die Säuren vorwiegend in den Epidermen.

Im stark holzigen Rhizom von *Rumex scutatus* wurden sehr geringe Säuremengen in den Parenchymzellen gefunden. Der saure Geschmack dieses Organs ist einem adstringierenden gewichen. Letztere Eigenschaft ist auch an der Wurzel bemerkbar, die in allen Teilen: Wurzelrinde, axiler Teil, Wurzelspitze und Wurzelhaaren als völlig säurefrei gelten kann.

Analoge Befunde wie *Rumex scutatus* lieferte *Rumex roseus*, *Rumex vesicarius* und *Oxyria elatior*. Eine Darstellung der Aciditätsverhältnisse für diese Species würde fast einer Wiederholung der an *Rumex scutatus* gewonnenen Resultate gleich kommen.

*Rumex acetosella* zeigt bezüglich der Säureverteilung ähnliche Verhältnisse wie *Rumex acetosa*, wenngleich der Nachweis der Säure an der kleineren Ampferart ihrer geringeren Acidität halber schwieriger ist. Als säurespeichernd kommen im völlig ausgebildeten Blatt von *Rumex acetosella* gleichfalls

beide Epidermen in Betracht, und zwar steht die untere Epidermis der oberen an Säurereichtum um ein kleines nach. Bezüglich der übrigen Organe und Gewebe sind die Befunde von *Rumex acetosa* in den Hauptsachen zu wiederholen.

Von anderen *Rumex*arten wurden weiterhin untersucht: *R. sanguineus*, *R. patientia*, *R. alpinus*, *R. salicifolius*, *R. crispus*, *R. conglomeratus*. Sämtliche Species schmecken durchaus nicht sauer, dagegen adstringierend, jedoch werden aus den ausgepreßten Blatt- und Stengelsäften von *R. patientia* und *R. crispus* minimale Kalkoxalatmengen gefällt. Die Untersuchung stellt bei letzteren Species im Parenchym des Stengels, Blattstiels und der Blattrippen außerordentlich geringe Säurequantitäten fest.

### III. Untersuchungen an Begonien.

Die Untersuchung an oxalsauren Begonien ändert in der Hauptsache an den bisherigen Resultaten durchaus nichts, es werden jedoch interessante Verhältnisse in der Säurespeicherung durch einige für diese Gattung charakteristische, morphologische Eigenschaften bedingt. Ausführlicher von den untersuchten Species bespreche ich nur *Begonia manicata*.

#### *Begonia manicata*.

Dieselbe besitzt als obere Epidermis ein zwei-, an einigen Stellen dreischichtiges Wassergewebe, während die Unterseite ständig ein doppeltes aufweist. Die äußerste Wassergewebsschicht beider Seiten besteht aus kleinen Zellen, die an Größe weit von denen der unteren Schicht übertroffen werden. Die großen, ausschließlich an der Unterseite sich findenden Spaltöffnungen treten zu kleinen Gruppen mit großer gemeinsamer Atemhöhle zusammen. Auf Ober- und Unterseite des Blattes stehen vereinzelt, in das Wassergewebe eingesenkt und durch einen mehrzelligen Fuß mit dem Chlorophyllgewebe direkt verbunden, kurz gestielte Köpfchenhaare, deren Endzelle ein stark lichtbrechendes, Gerbstoffreaktion zeigendes Sekret enthält. Außerdem sind von Trichomen die den meisten Begonien eigenen Zotten vorhanden, welche bei *Begonia manicata* und einigen anderen Species öfters in breitere, gefranzte Schuppen übergehen und besonders den oberen Teil des Blattstiels manschetten- oder ringkragen-



förmig angefügt sind. Von KERNER<sup>1)</sup> werden sie als Abwehreinrichtung der Begoniablätter gegen kleinere, aufkriechende Insekten und Schnecken aufgefaßt, eine Ansicht, die ich meinerseits durch Beobachtungen nie bestätigt gefunden habe. Der Blattstiel hat einfache Epidermis, subepidermal folgt, wie bei den meisten Begonien collenchymatisches Gewebe. Die Gefäßbündel liegen inmitten zartwandigen Parenchyms, dessen Zellen bis zum Mark vereinzelt Chlorophyllkörner enthalten. Der Stamm ist vielfach mit Korkschichten versehen.

Die ganze Pflanze ist äußerst saftreich, jedes Organ liefert, ausgenommen die stark adstringierend schmeckende Wurzel, intensiv sauren Zellsaft, aus welchem auf dem Objektträger große Kalkoxalatmengen gefällt werden können.

Im Blatt wird die Säure, wie vorauszusehen war, in bedeutenden Mengen in den Schichten der zellsaftreichen, beiderseitigen Wassergewebe abgelagert. Die kleinzellige, gewöhnlich Leukoplasten führende, äußerste Schicht derselben zeigt nur geringen Säuregehalt, dagegen sind die an das Chlorophyllgewebe stoßenden, aus großen Zellen bestehenden Schichten außerordentlich säurereich. Der Niederschlag in letzteren besteht gewöhnlich aus den erwähnten hellglänzenden, geballten Kalkoxalatmassen, neben denen ziemlich gut ausgebildete Krystalle nicht selten sind.

Die Köpfchenhaare fand ich bei *Begonia manicata*, ebenso wie bei allen anderen Gattungsgenossen immer säureleer. Anders verhalten sich die Zotten und gefranzten Schuppen. In dem ganzen Zottengewebe sind nicht unbedeutende Säuremengen enthalten, und zwar ist die Basis des Trichoms meist reicher bedacht als die Spitze. Die Zellen der Zotten speichern oft mehr Säure, als z. B. in den, ungefähr gleich großen Zellen der Blattstiel-epidermen von *Rumex*arten aufgefunden werden konnte.

Die großen Schließzellen der Spaltöffnungen sind fast immer säurefrei, die Nebenzellen gewöhnlich säurefrei oder gering säurehaltig.

Im Chlorophyllgewebe sind im Vergleich zu den epidermalen Blattschichten unbedeutende Säurequantitäten abgelagert, hierbei ist das Schwammparenchym als Speicherort um ein geringes bevor-

---

1) A. KERNER, Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Festschrift d. k. k. zoolog. bot. Gesellsch. Wien, 1876, p. 201.

zugt. Am Blattrand enthält die aus niedrigen Zellen zusammengesetzte, einschichtig gewordene Epidermis geringe Säuremengen.

Die aus chlorophyllarmen, saftreichem Gewebe bestehenden Stipulargebilde speichern in allen Gewebeschichten, ohne daß in dieser Hinsicht die Epidermis in den Vordergrund tritt, reichlich Säure.

In der gering säurehaltigen Epidermis und dem Collenchym der Blattrippen fanden sich manchmal isolierte oder auch zu Reihen in der Längs- oder Querrichtung geordnete Zellen, die von niedergeschlagenem Kalkoxalat vollständig erfüllt waren. In der Umgebung dieser Zellen ließ sich dann jedesmal ein Mangel an gefällttem, oxalsaurem Kalk konstatieren. Schon bei *Rumex scutatus* hatten wir diese Thatsache beobachten können und bei *Begonien* und *Oxalideen* kann diese Erscheinung ebenfalls in den verschiedenen Organen hie und da bemerkt werden. Aus diesem Befund ist auf eine diesem Verhalten entsprechende Säureablagerung wohl nicht zu schließen, und die betreffenden Zellen dürften als Säureidioblasten nicht anzusehen sein. Man wird vielmehr diese Erscheinung auf Mängel der Präparationsmethode zurückzuführen haben, da zahlreiche andere Objektstücke eine regelmäßige Verteilung des Niederschlags erkennen ließen.

Das Parenchym der Blattnerven ist sehr reich an Säure, die in der kleinzelligen Gefäßbündelscheide, ebenso wie bei *Rumex scutatus* deutlich zurücktritt. Die an den Blattrippen gewonnenen Resultate wiederholen sich in entsprechender Weise bei der Untersuchung am Blattstiel. Im Stamme von *Begonia manicata* werden in der Epidermis und im Rindenparenchym geringe Säurequantitäten abgelagert. Säurefrei ist der Cambiumring, säurereicher als das Rindengewebe dagegen das Mark. Nach dem Rhizom nimmt der Säuregehalt mehr und mehr ab, und es weicht der saure Geschmack einem adstringierenden. Die Untersuchung an Wurzeln ergibt schließlich betreffs der Säurespeicherung ein völlig negatives Resultat, wie überhaupt gänzlicher Säuremangel dieser Organe bei allen *Begonien* festzustellen ist. Die Wurzeln derselben zeigen in hervorragender Weise einen intensiv bitteren und adstringierenden Geschmack, auf welche Eigenschaften schon KLOTZSCH<sup>1)</sup> in seiner Monographie hinweist.

Anführen will ich endlich noch, daß die Untersuchung an jüngeren Organen von *Begonia manicata*, hauptsächlich Blättern, zu Er-

---

1) KLOTZSCH, *Begoniaceen - Gattungen und Arten*. Abhandl. d. Berliner Kgl. Akad. d. Wissenschaften, 1854.

gebnissen führt, wie sie für die *Rumex* arten schon erwähnt wurden. In unentfalteten Blättchen von ungefähr 5 qcm Fläche sind noch erhebliche Säuremengen in den Wassergeweben vorhanden, jedoch ist dasjenige der Unterseite säureärmer als das der oberen. In dem oberen Wassergewebe fiel außerdem die ungleichmäßige Verteilung des Kalkoxalatniederschlags auf die einzelnen Zellen sonders auf. Die Zotten und Schuppen dieser jungen Blättchen sind schwach sauer.

---

Ähnliches Verhalten wie *Begonia manicata* zeigt *Begonia stygmosa*. Für die Blätter derselben gelten die bei voriger Species gemachten Angaben. Der mit gefranzten, schwach säurehaltigen Schuppen besetzte Blattstiel führt Säure in Epidermis und besonders im Rindenparenchym. Die peripheren Parenchymzonen waren in einem Falle allein säurespeichernd, da die centralen Partien allmählich in stärkeführende übergingen. Dieses antagonistische Verhältnis in der Säure- und Stärkeablagerung, ähnlich demjenigen zwischen Säure und Chlorophyll, läßt sich überhaupt immer feststellen. Der größtenteils mit Periderm versehene Stamm speichert minimale Säuremengen in der an manchen Stellen noch unveränderten Epidermis; wenig erhebliche Quantitäten treffen wir im Parenchym desselben an.

Allen in der Folge untersuchten *Begonien* kommt im Bezug auf die Laubblätter gleichfalls die Eigenschaft zu, in den mehr oder minder als Wassergewebe ausgebildeten Epidermen fast ausschließlich die Säure abzulagern. Schwach sauer sind die mit einschichtigen Wassergeweben versehenen Blätter von: *B. Rex* nebst ihren Varietäten, *B. Olbia*, *B. argyrostigma*, *B. imperialis* var. *smaragdina*. Erheblicheren Säurequantitäten begegnen wir dagegen in den ebenfalls einfachen Wassergeweben von Knollenbegonien, *B. prestoniensis* und *B. Liminghi*. Die mehrschichtigen Oberhautgewebe der übrigen untersuchten *Begonien* sind zum Teil von sehr beträchtlicher Acidität. Beginnen wir mit den gering sauren Species, so erhalten wir ungefähr folgende Reihenfolge: *B. scandens*, *B. metallica*, *B. acerifolia*, *B. Scharffiana*, *B. gogoensis*, *B. ricinifolia*, *B. heracleifolia-nigrescens*, *B. nelumbifolia* und *B. incana*.

*Begonia incana* mit einem wolligen, an der Blattunterseite besonders dichten Haarfilz bedeckt, entwickelt an der Oberseite ausgewachsener Blätter ein ungefähr achtschichtiges, aus großen Zellen bestehendes Wassergewebe, welches enorme Mengen Säure

speichert. Das wenig mächtige, zwei- oder dreischichtige Wassergewebe der Unterseite macht zusammen mit dem Assimilationsgewebe an Ausdehnung ungefähr den dritten Teil des Blattquerschnittes aus. Das Wassergewebe der Blattoberseite enthält nach der Behandlung mit Chlorcalcium gewöhnlich alle Niederschlagsformen des Kalkoxalats, welches, in grosser Menge ausgefällt, an Querschnitten mit bloßem Auge wahrgenommen werden kann. Das untere Wassergewebe enthält relativ ebenfalls beträchtliche Säuremengen. Junge Blätter sind bei einem Längsdurchmesser von 3 cm noch stark sauer, schmecken zugleich aber auch sehr adstringierend. Die jüngsten, mit außerordentlich dichtem Haarfilz bedeckten Blättchen entbehren der Säure in den minimal entwickelten Wassergeweben. Jugendstadien der später luftführenden Wollhaare findet man an Blättern jüngeren Alters öfters säureführend.

Wie *Begonia incana*, so entwickeln noch viele andere Begonien an der Oberseite der Blätter ein stärkeres Wassergewebe und speichern in demselben eine entsprechend größere Säuremenge, als es für die Blattunterseite der Fall ist. Dieses Verhältnis zeigen besonders die Arten: *B. incana*, *B. argyrostigma*, *B. ricinifolia*, *B. nelumbifolia*, *B. Scharffiana* und *B. heracleifolia-nigrescens*. Ein umgekehrtes Verhältnis findet sich bei *B. gogoensis*, deren obere Blattepidermen an Größe der Zellen und an Säurereichtum den Wassergeweben an der Unterseite der Blätter nachstehen.

Kaum nötig ist es, nochmals darauf hinzuweisen, daß mit wenigen Ausnahmen die Assimilationslamelle der Blätter, analog dem Verhalten von *Begonia manicata*, auch bei den übrigen Begonien als säurespeichernd fast nicht in Betracht kommt. Nur bei *B. Rex* führten die subepidermalen Schwammparenchym-schichten ungefähr gleiche Mengen Säure wie die anstoßende Oberhaut der Blattunterseite. In keinem anderen Fall hat sich für Zellschichten des inneren Blattgewebes dieses Resultat wiederholt. Geringe Säuremengen im Blattparenchym enthielten ferner *B. Scharffiana*, *B. gogoensis*, *B. ricinifolia*, *B. heracleifolia-nigrescens* und die Knollenbegonien. Außerdem ist noch anzuführen, daß in dem nur wenig Chlorophyll führenden Blattparenchym der Nebenblätter aller Species sich neben den Säuremengen der Epidermis stets sehr bemerkenswerte Quantitäten finden.

Hervorzuheben ist schließlich, daß Begonien von geringerer Acidität vor allem wenig Säure in der Epidermis und den sub-

epidermalen Schichten des Blattstieles und auch des Stengels enthalten, während das centrale Gewebe sehr säurereich sein kann; dies ist der Fall bei *B. Rex*, *B. argyrostigma*, *B. metallica*, *B. scandens*, *B. fuchsoides*, *B. gogoensis*, *B. acerifolia*. Geringere Säuremengen enthalten bei diesen Formen ferner die Zotten und keine Säure, wie schon erwähnt, die Sekret-haare, so daß auf die Peripherie dieser Organe nur geringe Quantitäten derselben kommen. Die genannten Species gehören alle zu den stark adstringierend schmeckenden, während die Arten mit mehr hervor tretender Acidität hinsichtlich der genannten Gewebe sich dem Verhalten von *B. manicata* anschließen.

Die Blüten der Begonien sind gewöhnlich von erheblicher Acidität. Als typisches Beispiel führe ich die bei *B. heracleifolia-nigrescens* festgestellten Verhältnisse an.

In der Achse der Inflorescenz zeigt sich die Säure wie im Blattstiele verteilt. Die Blütenvorblätter, vornehmlich in beiden Epidermen Säure ablagernd, unterscheiden sich in dieser Hinsicht wesentlich von dem Perigon, in dessen Blättern der Nachweis reichlicher Säurequantitäten für alle Zellschichten gelingt. Hierbei tritt sogar das großzellige innere Gewebe in den Vordergrund, denn es bleibt nach der Spitze der Blütenblätter zu fast allein säurehaltig. Bemerkenswert war im Perigonblatt der größere Säuregehalt der unteren Epidermis.

Die Fruchtknotenflügel sind in allen Geweben gleichmäßig säurereich, während die Fruchtknotenwand in der Epidermis große, sich nach den inneren Zelllagen zu stetig verringernde Säuremengen enthält.

#### IV. Untersuchungen an Oxalisarten.

##### *Oxalis acetosella*.

Die Blattoberseite trägt zahlreiche, flach anliegende einzellige Borstenhaare, deren verdickter Membran zahlreiche, aus Cuticularsubstanz bestehende Knötchen aufsitzen. Diese Höckerhaare sind bei fast allen untersuchten *Oxalis* species bald häufiger, bald in geringer Anzahl an den Organen anzutreffen. Sie finden sich an ausgewachsenen Blättern von *Oxalis acetosella* hauptsächlich am Blattrand und auf der Unterseite besonders am Mittelnerven. Die Epidermis der Unterseite wird von etwas blasig aufgetriebenen

Zellen gebildet, zwischen denen zahlreiche, außerordentlich kleine Spaltöffnungen sich befinden.

Säurespeichernde Gewebe der Blätter sind bei *Oxalis acetosella* und den übrigen sauren *Oxalis*arten fast ausschließlich die Epidermen. Die Säurequantitäten der oberen Blattepidermis überstiegen gewöhnlich um ein geringes diejenigen der unteren. Die Höckerhaare waren säurefrei, ebenso keulenförmige, glattwandige Trichome, die wohl für jüngere Stadien der ersteren anzusehen sind. Überhaupt habe ich, wie gleich hier hervorgehoben werden soll, die mit Knötchen versehenen, stärkere Wandungen als die anstoßenden Epidermiszellen besitzenden Haare, bei allen *Oxalis*-species säureleer gefunden, mochten sie auch mitten in säurereichen Geweben inseriert sein.

Im Assimilationsgewebe ist sehr wenig Säure enthalten und nur in den an die Epidermen grenzenden Schichten werden geringe Mengen von Kalkoxalatkörnchen niedergeschlagen.

Auf der Blattunterseite ist die Epidermis des dicht mit angedrückten Höckerhaaren besetzten Mittelnerven schwach sauer, dafür enthält aber die subepidermale, aus grossen, gestreckten Zellen bestehende Parenchymschicht desselben, die allmählich zu beiden Seiten in das Schwammgewebe des Blattes übergeht, größere Mengen Säure. Im centralen, Chlorophyll führenden Gewebekörper der Hauptrippe ist keine Säure nachweisbar.

Jüngere Blätter stehen, was Säurereichtum der Epidermis betrifft, ausgewachsenen wenig nach, sie sind trotz geringerer Flächenentwicklung gewöhnlich relativ saurer als diese. In Blättchen von *Oxalis acetosella*, deren Gewicht ein Drittel von ausgewachsenen betrug, fand MAYER<sup>1)</sup> bei quantitativer Bestimmung der in der Pflanze gelösten, oxalsauren Verbindungen nur 1½ % Säure weniger, als in fertig ausgebildeten von 12-prozentiger Acidität. In jüngeren Blättern tritt die Säure ganz allmählich zurück, so dass in der Knospenlage befindliche, zusammengefaltete Teilblättchen von ungefähr 6 mm im Querdurchmesser erst säurefrei sind. Die Säure läßt sich jedesmal dann in den Epidermen derselben deutlich nachweisen, sobald ihre beiden Blathälften ausgebreitet werden. Hierbei muß jedoch bemerkt werden, dass die zugehörigen Blattstiele sich anders verhalten und daß an

---

1) AD. MAYER, Ueber die Bedeutung der organischen Säuren in den Pflanzen. Landw. Versuchsstationen Bd. XVIII, 1875, pg. 422.



jugendlichen, säurefreien Stadien der Blätter, deren Stiele schon sehr viel Säure in den peripheren Geweben speichern.

Der Blattstiel ausgewachsener Blätter besitzt eine aus flachen, gestreckten Zellen bestehende Epidermis, auf welche eine einzige Schicht enger, Chlorophyll führender Zellen folgt. Das übrige Rindenparenchym wird aus Zellen von auffälliger Weite und Länge gebildet, die mitunter direkt bis zur Epidermis vorgeschoben sind. Der centrale Gewebecylinder besteht, außer den dicht zusammengedrängten Gefäßbündeln, aus kleinzelligem, wenig Chlorophyll führendem Parenchym.

Die Epidermis der Blattstiele ist der Oberhaut der Blätter gegenüber gering säurehaltig, ebenso die subepidermale, grüne Schicht. Die in diesen beiden Schichten enthaltenen Säurequantitäten werden bedeutend von denjenigen der großen Rindenparenchymzellen übertroffen, von welchen die peripher gelegenen gewöhnlich die weitesten Lumina und den größten Säuregehalt besitzen. An Länge messen sie bei *Oxalis acetosella* nur 0,5 mm, bei anderen Species begegnet man Zellen des peripheren Rindengewebes von drei- bis vierfacher Ausdehnung und ganz enormen Säureinhalt. Das anstoßende, kleinzellige Parenchym speichert unerhebliche Säuremengen, ebenso der ganze centrale Gewebecylinder, der gewöhnlich Stärke führt. Eine hervortretende Anhäufung der Säure in der Gefäßbündelscheide konnte auch hier nicht festgestellt werden.

Der niederliegende Stengel von *Oxalis acetosella*, in gedrängter Folge die stehengebliebenen, zu Reservestoffbehältern umgewandelten Blattstielbasen der vorjährigen Blätter tragend, enthält geringe Säuremengen in der Epidermis und dem peripheren Gewebe dieser Stielüberreste, ferner in der Oberhaut der dazwischenliegenden Stengelpartien. Der innere, stets Stärke enthaltende Gewebekörper ist dagegen säurefrei. Die aus den Achseln der verstärkten Blattstielreste entspringenden unterirdischen Seitenzweige, mit langgestreckten, zellsaftreichen Internodien zeigen in der Säureverteilung analoge Verhältnisse wie die Blattstiele, die Säurequantitäten ihrer Gewebe sind jedoch trotz größerer Dimensionen der Zellen geringer als bei jenen Organen. Säure findet sich erheblicher in der äußeren Epidermis und den angrenzenden Gewebeschichten der dicht angedrückten, schuppigen Niederblätter angehäuft. In den Wurzeln wurde, wie zu erwarten war, keine Säure gefunden.

---

Bei der Mannigfaltigkeit in den vegetativen Verhältnissen der *Oxalideen* zeigt fast jede Art in der Acidität der verschiedenen Organe einige Besonderheiten. Prinzipielle Abweichungen von den bei *Oxalis acetosella* dargestellten Ergebnissen in der Säureverteilung sind dagegen nur wenige festzustellen gewesen.

Fast immer läßt sich die Thatsache verfolgen, daß an den untersuchten *Oxalisarten* beide Epidermen der Laubblätter von gleichen Säuremengen erfüllt werden und nur in wenigen Fällen ist bei der Säurespeicherung die Blattoberseite gegenüber der unteren um ein geringes im Vorteil. Zu erwähnen in letzterer Hinsicht wäre *O. crassicaulis*, *O. Ortgiesii*, *O. brasiliensis*. Einige Species speichern in den, meist aus emporgewölbten Zellen bestehenden Blattepidermen, ganz bedeutende Säurequantitäten. Hierher gehören *O. Piottae*, *O. incarnata*, *O. fabifolia*, *O. variabilis*, *O. cernua*, *O. Bowiei* und vor allen *O. carnosa*. Von diesen enthalten schon wenige Millimeter lange Blättchen beträchtliche Säuremengen in den Epidermen. Manche Blattformen derselben erinnern sowohl im Bau der Epidermen als auch bezüglich ihres großen Säuregehaltes an die Wassergewebe der *Begonien*. So z. B. hauptsächlich diejenigen von *O. Bowiei* und *O. carnosa*. Letztere Species ist in mehrfacher Hinsicht für unsere Frage interessant. In beiden Blattepidermen derselben, besonders in denjenigen der Unterseite, deren kugelig ausgebauchte Zellen an die Blasen von *Mesembryanthemum crystallinum* erinnern<sup>1)</sup>, finden sich, im Vergleich zu allen andern untersuchten *Oxalis* species, relativ die größten Säurequantitäten. Auch alle übrigen Organe der Pflanze, mit Ausnahme des durch Korkschichten geschützten, holzigen Stammes, sind un- gemein säurereich, so daß sich *O. carnosa* zur Orientierung über die Säureverteilung ganz besonders eignet.

Geringere, aber immer noch stark hervortretende Säuremengen treffen wir an, in den Blattepidermen von *O. crassicaulis*, *O. stricta*, *O. Ortgiesii*, *O. brasiliensis*; *O. lobata*, *O. Smithii*, *O. lasiandra*, *O. Deppii*, *O. corniculata*, *O. articulata* Savign. und *O. chilensis*. Die beiden letzteren Species speichern in den Epidermiszellen am oberen Rand der Teilblättchen geringere Säuremengen, als in der Oberhaut der übrigen Blattfläche. In den eben genannten, säurearmen Blattpartien be-

1) F. HILDEBRAND, Die Lebensverhältnisse der *Oxalisarten*. Jena 1884.

finden sich rötliche Schwielen und Streifen eines harzigen Sekretes, welche am Blattrand rechts und links von der Einbuchtung der Teilblättchen in mehreren Reihen angeordnet sind. An der Unterseite des Blattes subepidermal gelegen, gleichen diese Sekretbehälter denen von *Lysimachia punctata*<sup>1)</sup>. Sie kommen bei vielen Sauerkleearten in Blättern und Zwiebelschuppen vor, und werden von HILDEBRAND<sup>2)</sup> als Schutzeinrichtungen gegen Tiere angesprochen.

Bemerkenswert ist fast bei allen Species, selbst bei den sauersten, die unbedeutende Säureanhäufung in den Epidermiszellen der Blatt- und Blütenstiele und der Stengelgebilde. Die *Oxalis*-arten übertreffen in dieser Beziehung die *Rumex*- und *Begonia*-species. Nur in den Epidermen basaler, flügelartiger und häutiger Blattstielverbreiterungen von *O. crassicaulis*, *O. variabilis*, *O. lobata* und *O. cernua* sind größere Säuremengen nachzuweisen. In den übrigen Fällen übernimmt, wie schon für *O. acetosella* hervorgehoben wurde, an Stelle der gering säurehaltigen Epidermis und des schwach entwickelten, subepidermalen Chlorophyllgewebes, das anstoßende Rindenparenchym, welches aus mehreren Schichten sehr großer Zellen besteht, die Speicherung bedeutender Säurequantitäten. Diese Eigenschaft des peripheren Parenchyms genannter Organe tritt ebenfalls bei den *Oxalis*arten mehr in den Vordergrund als bei den Arten der Gattungen *Rumex* und *Begonia*, und man kann die betreffenden Gewebeschichten, was Säurereichtum anbetrifft, mit den Wassergeweben hervorragend saurer *Begonia*blätter in eine Linie stellen. An die letzteren erinnern sie auch im Bezug auf Chlorophyllmangel und Ausdehnung ihrer Zellen, welche ich, um nur ein Beispiel anzuführen, in der Hauptachse von *O. incarnata* bis zu 2,3 mm Länge und 0,12 mm Weite angetroffen habe. Bei kleineren Arten findet man natürlich entsprechend geringere Dimensionen. Hinzufügen will ich noch, daß in Blattstielen und Blütenständen mit hervortretenden Markkörper erhebliche Säuremengen auch dieses Gewebe auszeichnen.

Die bei den meisten untersuchten *Oxalis*species zur Bewerkstelligung von Schlafbewegungen an der Basis der Teilblättchen und am Grunde der Blattstiele und Blütenstände vorhandenen Gliederungen oder Gelenke bestehen aus sehr schwach saurem oder säurefreiem Gewebe. Die sehr kleinzellige Epidermis des Gelenkes, ebenso das Parenchym sind gewöhnlich säurefrei, während die ober-

1) DE BARY, Vergl. Anatomie, p. 219.

2) F. HILDEBRAND, l. c. p. 125.

oder unter Stelle anstoßenden Partierhalb diesen die Säure in der für die betreffenden Organe charakteristischen Verteilung enthalten.

Die Zwiebeln der verschiedenen *Oxalis* species entbehren in ihren Schutz- und Nährschuppen vollständig der Säure. Nur *O. crassicaulis* macht hierin eine Ausnahme. Die durch Verwachsung der fleischigen Achse mit den ebenso fleischigen Blättern entstandenen, knollenähnlichen Zwiebeln derselben, denen Schutzschuppen und Korkschichten fehlen, besitzen zellsaftreiche, periphere Schichten, welche nach innen in stärkeführende übergehen. Diese Knollenrinde, nebst der zartwandigen Epidermis speichern geringe Säuremengen.

Als gering säurehaltige, unterirdische Organe führe ich schließlich noch die zu Wasserspeichern ausgebildeten, rübig angeschwollenen Wurzeln von *O. Deppii* und *O. lasiandra* an.

In allen Teilen fast säurefreie Species sind *O. rubella* und *O. hirta*. Aus dem Stengelsaft beider werden auf dem Objectträger minimale Kalkoxalatmengen ausgefällt, in der Pflanze jedoch ist der Niederschlag wegen der Anwesenheit großer Gerbstoffquantitäten, die durch Chlorcalcium schwärzlich gefällt werden, nicht erkennbar. Von saurem Geschmack ist bei beiden Species nichts wahrzunehmen, dagegen tritt der adstringierende hervor.

Zum Schluß gebe ich noch eine Darstellung der Säureverteilung in den Blüten und Früchten der *Oxalis*arten. Auch in diesen Organen ist dieselbe eine vorwiegend periphere. WARBURG's<sup>1)</sup> Angabe, dass die Blüten die relativ sauersten pflanzlichen Organe darstellen, fand ich, soweit es bei der angewandten Methode abzuschätzen war, wie schon bei den *Begonien* so auch bei den untersuchten *Oxalis*blüten bestätigt. Die Aciditätsverhältnisse derselben, die für die verschiedenen Species nahezu die gleichen sind, lassen sich sehr gut an Blüten von *O. Ortgiesii* beschreiben.

Der Blütenstiel ist in der Epidermis und den peripheren Gewebepartien sehr säurereich. Der Blütenboden besteht aus einem centralen, kleinzelligen und gering säurehaltigen Gewebe, dagegen haben sich die peripheren Gewebeteile, außer der Epidermis zu einem ziemlich mächtigen, sehr großzelligen, und zartwandigen Wassergewebe entwickelt. Dasselbe umfaßt an dem breitesten Teil des Blütengrundes, unterhalb der Insertion von Kelch- und Blütenblättern drei stark säurehaltige Schichten, während die überlagernde Epidermis von geringerer Acidität ist. Für die

---

1) O. WARBURG, l. c.

Kelchblätter sind ähnliche Verhältnisse beibehalten. Auf die ziemlich saure, äußere Epidermis folgt ein säurereiches, großzelliges Parenchym, dessen Mächtigkeit und dessen Säuregehalt sich nach den Kelchzipfeln zu etwas vermindert. Hieran grenzt säurearmes, grünes Gewebe, auf das die, ebenfalls geringe Säuremengen führende, innere Epidermis folgt.

Die Blütenblätter sind am Grunde in allen Gewebeschichten ziemlich sauer. Nach der Spitze zu bleibt das großzellige Parenchym das säurereichste, während in der Epidermis die Säure mehr und mehr zurücktritt, bis schließlich auch das übrige Gewebe nur minimale Säuremengen enthält. Die Filamente und die Griffelsäule sind in ihren basalen Partien in Epidermis und subepidermale Gewebe säurehaltig, in ihren oberen Teilen ist dagegen keine Säure nachzuweisen. Am säurereichsten fand ich die Blütenteile von *O. carnosa*, und zwar besonders die succulenten Kelchblätter. Die beiden äußeren Kelchblätter, welche vor dem Aufgehen der Blüte die drei übrigen und außerdem alle anderen Blütenteile schützend umschließen, sind am säurereichsten.

Oxalisfrüchte, von denen mir nur solche von *O. stricta* und *O. acetosella* zur Verfügung standen, sind vor der Samenreife außerordentlich säurereich. Auf die äußere, säurereiche Epidermis der Fruchtwand folgt ein wasserreiches, großzelliges Gewebe, welches insofern eine merkwürdige Anordnung seiner langgestreckten Zellen zeigt, als die Längsachse derselben gegen die anstoßenden Gewebeschichten geneigt ist. Diese schiefe Lage der Zellen ist nur an den weniger mächtigen Gewebepartien, in der Nähe der Verwachungsstellen der Carpelle und unterhalb der Rückennaht, an welcher Stelle zur Entlassung der Samen der Längsriß erfolgt, nicht vorhanden. Die Acidität der Kapselepidermis wird bedeutend von dem Säurreichtum der beschriebenen, wasserreichen Schicht übertroffen. Nur die Rindenparenchymzellen in den Blattstielen der sauersten Oxalisspecies können, was Säureinhalt anbetrifft, den Zellen dieses Gewebes an die Seite gestellt werden. Gegenüber den peripheren sind die inneren Schichten der Kapselaußenwand, nämlich das Chlorophyll führende Gewebe und die innere Epidermis mit ihren in den Fruchtraum hineinragenden, kurzen Haaren fast säurefrei; ebenso die Gewebe der radialen Fächerwandungen. Die Außenwand der Oxaliskapsel zeigt demnach in der Säureverteilung eine ziemliche Übereinstimmung mit den Kelchblättern. Bei beiden findet sich die Säure in der äußeren Epidermis und in den zellsaftreichen, subepidermalen Schichten, während das

angrenzende, nach innen gelegene Gewebe an ihrer Speicherung nur geringen Anteil nimmt.

## V. Allgemeine Resultate.

Aus den im vorstehenden Kapitel mitgeteilten Beobachtungen ergibt sich ohne weiteres als Hauptresultat, daß die Oxalsäure in der Epidermis oder doch vorwiegend in den peripheren Geweben der vegetativen Organe lokalisiert ist. Unterscheiden wir zuerst zwischen ober- und unterirdischen Teilen, so erhält man die allgemeine Regel, daß die in der Erde verborgenen Teile meist säurefrei sind oder wenn man Rücksicht nimmt auf Ausläufer, Rhizome etc., relativ weniger Säure speichern als die über der Erdoberfläche befindlichen. An den oberirdischen Organen ist die epidermale Ablagerung der Säure am deutlichsten in den Laubblättern ausgeprägt. Tritt die Säure zugleich im Assimilationsparenchym derselben auf, so geschieht dies gegenüber den in den Oberhäuten abgelagerten Quantitäten in sehr geringen Mengen. Die Haargebilde, vielleicht mit Ausnahme der *Begonia* zotten sind als säurespeichernd kaum anzuführen. In zarten und dünnen pflanzlichen Teilen [Nebenblättern, Blütenteilen der *Oxalis*- und *Begonia* arten] tritt neben der Epidermis auch das Parenchym und sogar dann hauptsächlich als säurespeichernd auf. Ebenso übernimmt in den Stengelgebilden, Blatt- und Blütenstielen die Epidermis nicht allein, sondern die Rindenpartie des Parenchyms gemeinschaftlich mit der ersteren die Speicherfunktion. Selbst das Mark kann in vielen Fällen erhebliche Säuremengen enthalten.

Im allgemeinen läßt sich feststellen, daß in zellsaftarmen Zellen geringe Säuremengen gespeichert werden. Es zeigt sich dies im allmählichen Zurücktreten der Säure nach den jungen pflanzlichen Organen zu, im Mangel derselben an jungen Keimpflanzen, in den plasmareichen Zellen am Vegetationspunkt, in cambialen Geweben und in den von Krystalldrüsen, Chlorophyll oder Stärke erfüllten Zellen. Wenn das frühzeitige Erscheinen in jugendlichen pflanzlichen Organen als eine charakteristische Eigenschaft vieler Schutzsekrete gelten kann, so macht demnach die Oxalsäure in dieser Hinsicht eine Ausnahme. Die Säure ist erst in älteren Wachstumsstadien der Gewebe deutlich nachweisbar, sobald deren Zellen größere Zellsaftmengen aufzuspeichern vermögen. Je älter, saft-



reicher die Gewebe einer oxalsauren Pflanze sind, desto säurereicher wurden sie gefunden. Das beste Beispiel hierfür ist der Säurereichtum des Parenchyms in Stengeln und Blattstielen und die hohe Acidität der Wassergewebe ausgewachsener Blätter. WARBURG's Angabe, daß die Wassergewebe stets am wenigsten Säure, vor allem weniger als das grüne Gewebe enthalten sollen, hat sich demnach für unser, allerdings nur kleines Untersuchungsgebiet, nicht bestätigt <sup>1)</sup>.

---

Wenn wir auf die in der Einleitung gegebene Fragestellung zurückblicken, so ergibt sich durch die eben angeführten Resultate der anatomischen Untersuchung, daß die Lokalisation der Oxalsäure in der Pflanze sich thatsächlich im Einklang mit ihrer von STAHL auf Grund seiner Versuche behaupteten Schutzmittelfunction befindet. In der peripheren Verteilung der Oxalsäure auf dem Querschnitt der Organe besitzen oxalsäurehaltige Pflanzen ohne Zweifel eine vorteilhafte Einrichtung zum Schutze gegen die Angriffe kleiner Tiere. Es ist vielleicht nicht uninteressant, wenn zur Charakterisierung dieser biologischen Function der Oxalsäure noch einige weitere Beobachtungen mitgeteilt werden.

STAHL <sup>2)</sup> hat mit Schnecken Fütterungsversuche nur an oxalsauren *Rumex* arten angestellt und damit gezeigt, daß letztere nur in großer Nahrungsnot oder nach Auslaugung des oxalsauren Sekretes genossen werden. Ähnliche Experimente habe ich mit Schnecken an den meisten untersuchten Species aller drei Gattungen vorgenommen, und ich führe ganz kurz einige der Versuchsergebnisse hier an.

Die bei uns wildwachsenden, oxalsäurehaltigen Species *Rumex acetosa*, *Rumex acetosella*, *Oxalis acetosella*, *Oxalis stricta* zeigen an ihren natürlichen Standorten seitens der Tiere niemals intensive Beschädigungen, die eventuell einen Rückgang des Individuums zur Folge hätten. Am wenigsten verletzt fand ich immer die an Acidität die beiden *Rumex* arten übertreffenden *Oxalis acetosella* und *Oxalis stricta*. Es gelang mir nicht eine einzige Tierspecies zu entdecken, die mit Vorliebe diese oxalsauren Species als Nahrungsmittel benutzte, jedoch kann vielleicht auch bei der für den Organismus allgemein

---

1) O. WARBURG, l. c.

2) E. STAHL, l. c. pag. 80.

als giftig erkannten Oxalsäure die gegenteilige Anpassung gewisser Tiere für dieses Schutzmittel nicht als ausgeschlossen betrachtet werden.

Aus den mit omnivoren Schnecken angestellten Experimenten im geschlossenen Raume geht hervor, daß sauerschmeckende Versuchsstücke, solange sie frisch sind, fast regelmäßig unberührt bleiben. Zufällig vorhandene, abgestorbene und welke Partien der gereichten Objekte werden sofort verzehrt und das Zerstörungswerk genau bis zu den noch lebenden, säurehaltigen Gewebe ausgedehnt. Wenn weiterhin bei sich einstellender großer Nahrungsnot im Anfang die vorgelegten, oxalsauren Pflanzenteile versuchsweise verletzt werden, so wird das Zerstörungswerk jedoch von den Schnecken in kürzester Zeit wieder eingestellt. In der Folge wird erst das Welken und Eintrocknen der Verletzungsränder und der angrenzenden Blattpartien abgewartet und diese Stellen sieht man dann von den hungernden Tieren eifrig benagt werden.

Nur an den mit sehr geringem Säuregehalt versehenen und mit anderweitigen Schutzmitteln nicht ausgestatteten Pflanzenteilen, (z. B. Blumenkronenblätter der Oxalisarten in ihren oberen Hälften, junge Blätter der verschiedenen Species etc.) werden bei gänzlicher Abwesenheit zusagender Nährobjecte von ausgehungerten Schnecken nach kürzerer Zeit die Angriffsversuche wiederholt und die einzelnen Stücke langsam verzehrt.

Für die Wichtigkeit der epidermalen Säureablagerung in biologischer Hinsicht spricht ein Versuch mit *Oxalis Bowiei*, bei welcher es gelang, ohne Schädigung des Assimilationsgewebes die säurereiche Oberhaut der Blattunterseite abzuziehen. Während intakte Blätter an beiden Epidermen nur mit der Lupe bemerkbare Verletzungen seitens der Versuchstiere erkennen ließen, wurde das durch Abziehen der unteren Epidermis freiliegende grüne Gewebe sofort erheblich beschädigt. Die Freißversuche seitens der Schnecken wurden jedoch an diesem bequemen Angriffspunkt, wie die mikroskopische Untersuchung zeigte, sehr bald deswegen aufgegeben, weil es den Schnecken unmöglich gewesen war, Verletzungen der unterhalb des grünen Gewebes noch befindlichen säurereichen Epidermis zu vermeiden. Die Säure dieses Gewebes hatte sie schließlich zum Rückzug gebracht. Dieser Versuch kann außerdem als Beweis für die Säureleere des Assimilationsgewebes, einer in den Epidermen größere Säuremengen speichernden Species gelten.

Schnecken [*Limax agrestis* und *Helix hortensis*], die sich unter Glasglocken zusammen mit *Oxalis Bowiei* und *Oxalis carnea* befanden, nährten sich drei Wochen von dem zur Feuchthaltung des Raumes benutzten Fließpapier, ohne die Pflanzen im geringsten anzufressen. Mit Hilfe des Mikroskops konnten allerdings bei beiden Species Verletzungen an verschiedenen Teilen der Blattepidermen leicht festgestellt werden, dabei war jedoch zu erkennen, daß es sich nur um ein einmaliges Anschneiden der Oberhautzellen handelte. Der hervortretende, stark saure Zellsaft hatte den Schnecken jeden ausgedehnteren Zerstörungsversuch unmöglich gemacht. Ebenso unbedeutende, makroskopisch kaum wahrnehmbare Verletzungen an Blattstielen von seiten der Schnecken gingen, wie an Querschnitten zu sehen war, bis zu dem großzelligen Rindenparenchym, aus denen die Säure vollständig ausgetreten war.

Kommen die Mundteile ankriechender Schnecken mit einem Tropfen oxalsauren Zellsaftes, dessen Hervortreten aus Epidermen und subepidermalen Geweben man mittelst eines Nadelstiches bewirkt hat, in Berührung, so werden die Tiere, selbst wenn schwache Säurekonzentrationen in Frage kommen, sofort zur Umkehr gebracht. *Helix hortensis* ließ sich bei Anstellen dieses Versuches an Blattstielen saurer *Oxalis*arten, unter schneller Ausscheidung von Schleim, in vielen Fällen direkt zu Boden fallen. Zuletzt sei darauf hingewiesen, daß alle zu den Versuchen verwandte Objekte, sobald in ihnen die Säure durch Chlorcalcium niedergeschlagen ist, nach sorgfältigem Auswaschen in Wasser sofort von den Versuchstieren vertilgt werden.

Sehr geschädigt werden sah ich oxalsäurehaltige Pflanzen (*Oxalis*arten) nur durch Blattläuse. Nach den Untersuchungen von BÜSGEN<sup>1)</sup> kann es jedoch nicht überraschen, wenn der giftige Säureinhalt gegen diese Tiere keinen Schutz bedeutet. Dieselben wissen einfach das Anstechen säurehaltiger Zellen zu vermeiden. Querschnitte der von den Aphiden befallenen Organe lassen deutlich analog den Resultaten von BÜSGEN den Verlauf des Stichkanals zwischen den Membranen säurereicher Zellen nach säurelosen Gewebspartien, nämlich nach dem Stärkeparenchym und dem Siebteil erkennen. Entsprechende Versuche zeigen, daß die Oxalsäure und das Kaliumbioxalat mindestens ein ebenso starkes Gift für Blattläuse darstellen, als sie es beide nach den eingehenden Versuchen STAHL's

---

1) M. BÜSGEN, Der Honigtau. Jena 1891.

für die Schnecken sind. Schon schwach konzentrierte Lösungen beider Stoffe sind geeignet, das lästige Ungeziefer zu vertreiben.

---

Mein Interesse erregten auch die mir während der Arbeit vorgekommenen, und die Bedeutung der Oxalsäure als Schutzsekret charakterisierenden Fälle des Vikariierens derselben mit anderen Schutzmitteln. Die hier in Betracht kommenden Verhältnisse sind zum erstenmale von STAHL ausführlich in seiner Arbeit behandelt worden, so daß zur näheren Orientierung auf die dort erörterten, interessanten Gesichtspunkte verwiesen werden muß.

Auf Seite 62 der citierten Abhandlung wird von STAHL die Regel aufgestellt, daß Pflanzenteile, welche den Schnecken der glatten Oberfläche und weichen Konsistenz wegen leicht zugänglich, also mechanisch nicht geschützt sind, chemischen Schutz aufweisen, und daß umgekehrt mechanisch geschützte Pflanzen chemisch schutzlos gefunden werden. Belege für die Richtigkeit dieser wohl nicht nur in Bezug auf Schnecken giltigen Behauptung kann ich nur nach einer Seite bringen, da unter den untersuchten Species solche mit hervortretendem mechanischen Schutze fehlen. Dieses Zurücktreten der mechanischen Schutzmittel war, die Richtigkeit der von STAHL aufgestellten Regel vorausgesetzt, bei den Oxalsäure speichernden Species zu erwarten. Als wenig wirksame mechanische Schutzmittel sind an dem vorgeführten Material höchstens die rauhen Oberflächen der *Rumex* arten und vielleicht die spitzen, mit Cuticularknötchen versehenen Haare der *Oxalideen* zu betrachten. In der That kann man an dem zur Untersuchung herangezogenen Material vorwiegend den Satz: Chemisch geschützte Pflanzen oder Pflanzenteile entbehren des mechanischen Schutzes, vollständig bestätigt finden.

Die durch starken Säuregeschmack ihrer Säfte sich auszeichnenden Arten besitzen gewöhnlich nicht die geringste Andeutung eines mechanischen Schutzes. Intensiv saure Organe derselben sind von weicher Konsistenz, ihre Gewebe außerordentlich dünnwandig, zart und durch Tiere leicht verletzbar. Als Beispiele seien unter anderen nur *Rumex scutatus*, *Rumex roseus*, *Oxalis carnosa*, *Oxalis variabilis*, *Begonia manicata* angeführt.

Weiterhin ist zu beobachten, daß ein sehr geringer Grad von Acidität oder das gänzliche Fehlen der Säure das Auftreten eines anderen Schutzmittels in den betreffenden pflanzlichen Organen im

Gefolge hat. An dem zur Untersuchung verfügbaren Material tritt fast durchweg der als Schutzstoff äußerst wirksame Gerbstoff<sup>1)</sup> mit der Säure im Vikariationsverhältnis auf. Fast immer entspricht einem Fehlen der Säure in irgend einem pflanzlichen Organ eine peripherische Anhäufung von Gerbstoff. Wechselbeziehungen der Säure mit anderweitigen Schutzmitteln sind selten.

Säure und Gerbstoff vikariieren miteinander entweder bei verschiedenen Arten innerhalb der Gattung oder in den Vegetationsorganen eines und desselben Individuums. Was die Vikariation der Schutzmittel innerhalb derselben Gattung anbetrifft, so möge zur Charakterisierung der Verhältnisse ein von STAHL gefundenes Beispiel nochmals angeführt sein.

*Sedum acre* führt ein brennend scharfes Alkaloid und außerdem sehr geringe, zur Schutzwirkung nicht geeignete Mengen Gerbstoff. *Sedum boloniense* (*sexangulare*) dagegen ist durch starken Gerbstoffgehalt ausgezeichnet, so daß demnach als Schutzmittel bei diesen beiden, sich sehr nahe stehenden Species das Alkaloid und der Gerbstoff vikariieren.

Ähnliche Beispiele begegnen uns innerhalb des vorliegenden Untersuchungsgebietes bei den *Rumex*arten. Wie schon hervorgehoben wurde, sind *R. alpinus*, *R. sanguineus*, *R. salicifolius* und *R. conglomeratus* säurefreie Species und *R. patientia* und *R. crispus* enthalten nur Spuren von Säure, durch welche die Immunität der Pflanze keineswegs bewirkt werden kann. Alle diese Arten sind dafür aber typische Gerbstoffpflanzen, welche den Gerbstoff in allen Teilen in beträchtlicher Konzentration, hauptsächlich auch in der Wurzel enthalten. Die Verteilung dieses Sekretes auf dem Querschnitt der Organe ist wie bei der Säure vorwiegend die periphere.

Dieselbe Erscheinung läßt sich innerhalb der Gattung *Oxalis* für *O. rubella* und *O. hirta* feststellen. Bei diesen konnten im Stengel minimale Säurequantitäten nachgewiesen werden, welche als Schutzmittel für die Pflanze gänzlich nutzlos sind. Dagegen ist als Schutzsekret bei beiden Arten der Gerbstoff in großen Quantitäten innerhalb derjenigen peripheren Gewebe abgelagert, welche bei oxalsauren Formen von der Säure eingenommen werden.

Eine größere Mannigfaltigkeit im Vikariieren von Gerbstoff und Säure läßt sich an einer und derselben Pflanze verfolgen. Bei keiner sauren Species war die Oxalsäure als Schutzmittel

---

1) E. STAHL, l. o. pag. 32 ff.

in allen Organen vorhanden, sondern Säureleere gewisser Teile ist an jeder Art nachgewiesen worden. In den meisten Fällen wird dann durch das Auftreten von Gerbstoff in den säurefreien Teilen die Pflanze allerorts gegen tierische Angriffe geschützt.

Ganz allgemein ist in dieser Hinsicht bei Oxalsäure führenden Formen die Vikariation des Gerbstoffs mit der Säure im Bezug auf die unterirdischen Organe.

Die säurefreien Wurzeln aller drei Gattungen sind gerbstoffreich und als speichernde Gewebe fungieren die Epidermis, Rinde und Schutzscheide. Ebenso enthalten die säurefreien Rhizome der Begonien stark adstringierende Säfte, und in den Oxaliszwiebeln, mit Ausnahme derer von *Oxalis crassicaulis*, welche, wie oben erwähnt wurde, in den peripheren Geweben Säure speichern, findet sich der Gerbstoff reichlich in den Schutz- und Nährschuppen abgelagert. Nebenbei bemerkt kommen bei verschiedenen Oxalisarten als chemische Schutzstoffe neben dem Gerbstoff auch noch klebrige, ölige Substanzen, welche an der Peripherie der Zwiebelschuppen ausgeschieden werden, in Betracht. Ferner ist ein rötliches Harz in den subepidermalen Gewebeschichten der Schuppen nicht zu vergessen, welches schon von HILDEBRAND<sup>1)</sup>, wie erwähnt wurde, als Schutzmittel der Zwiebelschuppen gegen Tierfraß angesehen wird.

In den oberirdischen Organen saurer Species vikariiert gleichfalls der Gerbstoff mehrfach mit der Säure. Von Interesse in dieser Hinsicht sind hauptsächlich die Vikariationsverhältnisse an den des Schutzes gegen Tierangriffe in erster Linie bedürftigen, jüngsten, vegetativen Pflanzenteilen. An diesen wurde, wie man sich erinnern wird, innerhalb der drei Gattungen gewöhnlich ein gänzliches Fehlen der Säure oder das Vorhandensein nur geringer Quantitäten festgestellt, dagegen öfters auf den an diesen Teilen sich bemerkbar machenden, adstringierenden Geschmack hingewiesen. Thatsächlich übernimmt in diesen Fällen der Gerbstoff die Rolle als Schutzsekret, nur daß er an diesen Jugendstadien der Organe weniger in den Epidermen und später saure Säfte führenden Geweben, als vielmehr in den Haargebilden, Spaltöffnungen und den Chlorophyll enthaltenden Geweben abgelagert wird.

Junge, säureleere Blättchen von *Rumex acetosella* und *Rumex acetosa* sind in allen Geweben gerbstoffhaltig, vornehmlich in den Papillenhaaren, den zahlreichen Spaltöffnungen und

1) F. HILDEBRAND, l. c.



deren Nebenzellen. Die übrigen, sauren *Rumex*arten speichern in den von den Stipulae umschlossenen, säureleeren Blättern reichlich Gerbstoff und bei sämtlichen *Begonien* sind die jungen Organe innerhalb der breiten, stark sauren Nebenblattgebilde hauptsächlich in den dichtstehenden Zotten, den Köpfchenhaaren und im Assimilationsgewebe gerbstoffreich.

Bei den sauren *Oxalis*arten, mit Ausnahme von *Oxalis carnosa*, deren junge, aus dem Stamm hervortretende Organe schon sehr säurehaltig sind, treffen wir an den jüngsten Blättern und Blütenknospen auf eine dichte Höckerhaarbekleidung. Dieselbe schon durch die hervorgerufene rauhe Oberfläche als Schutzeinrichtung bedeutsam<sup>1)</sup>, wirkt in letzterer Hinsicht außerdem durch den intensiven Gerbstoffgehalt der einzelnen Trichome. Die eng zusammenstehenden, dicht anliegenden Haare, welche stets säurefrei gefunden wurden, ersetzen aus dem genannten Grunde eine gerbstoffreiche Epidermis und, wie Versuche zeigen, werden in dieser Weise geschützte Pflanzenteile von Schnecken ebenso unverletzt gelassen, als säurehaltige Objekte.

Was fertig ausgebildete, pflanzliche Teile saurer Species betrifft, so giebt es nur wenige Fälle, in welchen als Schutzsekret ausschließlich der Gerbstoff in Frage kommt. Vikariationsbeispiele in dieser Hinsicht liefern allein die säurefreien Blütenteile von *Rumex acetosa* und *Rumex acetosella*, ferner die Samen von den Species aller drei Gattungen.

Mit dem Erscheinen der Säure in älteren Entwicklungsstadien jugendlicher Organe tritt die Bedeutung des Gerbstoffs als Schutzmittel zurück. Intensiv saure Pflanzenteile enthalten meistens nur ganz geringe, für die Schutzwirkung nicht in Betracht zu ziehende Gerbstoffmengen. Unbedeutenden Gerbstoffniederschlag erzielt man bei ihnen höchstens in den säurefrei oder säureschwach gefundenen, Chlorophyll führenden Geweben, in den Spaltöffnungen nebst deren Nebenzellen (*Rumex*arten, *Begonien*) und in den vereinzelt stehenden Haargebilden. Ein anderes Verhalten, auf welches zum Schluß in wenigen Worten noch eingegangen werden soll, bemerkt man jedoch vielfach an pflanzlichen Organen, denen eine geringe Acidität zukommt. In den Geweben derselben lassen sich oft Säure und Gerbstoff nebeneinander an-

1) Über die Bedeutung von rauhen Oberflächen als Schutzmittel vergl. KUNTZE, l. c. und STAHL, l. c.

treffen, und da beide Sekrete auch in der Peripherie der Organe abgelagert werden, so ist die Immunität der letzteren ohne Zweifel beiden zugleich zu verdanken. Solche Pflanzenteile schmecken sowohl sauer als adstringierend. Säure und Gerbstoff stehen bei diesem gleichzeitigen Auftreten in den Geweben und innerhalb der Zellen in einem ähnlichen antagonistischen Verhältnis, wie es schon zwischen der Säure und anderen Zellinhalten angedeutet wurde. In vielen Fällen speichern die Zellen, in denen Gerbstoffreaktion eintritt, roten Farbstoff.

Von Pflanzen, welche diese Verhältnisse aufweisen, sind die beiden Ampferarten *Rumex acetosella* und *Rumex acetosa* zu nennen. Dieselben führen Gerbstoff in der gering säurehaltigen Epidermis und dem grünen Gewebe jüngerer Blätter. Im Blattstiel speichern die Epidermis nebst Collenchym und Rindenparenchym neben der Säure auch Gerbstoff, ferner ist die säurefreie Gefäßbündelscheide gerbstoffhaltig. Gleiche Verhältnisse zeigt der Stengel dieser Pflanzen, vor allem in der Blütenregion, in welcher Gegend den basalen Stengelpartien gegenüber sich stets eine Abnahme der Acidität feststellen ließ.

Die Begonien mittlerer Acidität (*B. Rex*, *B. ricinifolia*, *B. imperialis-smaragdina*, *B. scandens*, *B. Scharffiana*, *B. argyrostigma*, *B. fuchsoides*, *B. acerifolia*) speichern in den peripheren Geweben ihrer Blattstiele und Stämme (Epidermis mit Zotten, Collenchym, Rindenparenchym), ferner in der unteren Blattepidermis, am Blattrand und den Haargebilden neben der Säure oft große Gerbstoffquantitäten. Auch die Sproßachsen der Oxalisarten enthalten in ihren Geweben neben der Säure oft bedeutende Gerbstoffmengen (*O. carnosa*, *O. Ortgiesii*, *O. stricta* u. a.).

---

Die gegebene Darstellung von Vikariationserscheinungen schließt ohne Zweifel neue Beweisgründe für die hier in Frage kommende biologische Aufgabe der Oxalsäure in sich und so dürfte, wenn man das gesamte vorgeführte Thatachenmaterial in Rechnung zieht, die Bedeutung der Oxalsäure als Schutzstoff sicher festgestellt sein. Am Schlusse der Arbeit möchte ich jedoch hinsichtlich der Untersuchungsergebnisse in kurzen Worten noch an die in der Einleitung gemachte Bemerkung anknüpfen, nach welcher die Schutzfunktion eines Sekretes in keiner Weise andere Leistungen desselben ausschließt. Beispielsweise kann die vorwiegend periphere Lokalisation der Oxalsäure mit einer weiteren

Funktion, als der des Schutzes und vielleicht sogar in erster Linie mit dieser anderen in Zusammenhang gebracht werden.

Wenn wir die Epidermis der vegetativen Organe nach WESTERMAIER<sup>1)</sup> als ein Wasserversorgungssystem für die übrigen, vor allem für das subepidermale Assimilationsgewebe auffassen, so läßt sich zweifellos zu dieser Funktion der Oberhaut die in ihr erfolgende Säureablagerung in engste Beziehung bringen. Die osmotisch äußerst wirksamen, organischen Säuren<sup>2)</sup>, also auch die Oxalsäure, vermitteln unter für die Wasseraufnahme günstigen Verhältnissen eine starke Füllung der Zellen, in denen sie enthalten sind. Bei eingetretener Trockenheit kommt dann das aufgespeicherte Wasser den übrigen Geweben zu gute. Bedenkt man, daß z. B. die succulenten Begonien und Sauerkleearten<sup>3)</sup> meist an den trockensten Standorten zu finden sind, so tritt diese Bedeutung der epidermal abgelagerten Oxalsäure als Schutzmittel gegen die Gefahren des Austrocknens in den Vordergrund.

Diese Funktion der Oxalsäure gewinnt noch an Bedeutung, wenn man berücksichtigt, daß die mit hervorragender Acidität ausgestatteten Pflanzen oder deren Organe fast jedes sonstigen Schutzmittels gegen gesteigerte Transpiration entbehren. Je höher die Acidität der pflanzlichen Organe gefunden wird, desto geringer ist bei allen untersuchten Formen die Behaarung, desto dünnwandiger sind die peripheren Gewebe. Bei oberflächlicher Betrachtung scheinen die sauersten Species gegen die Verdunstung ihrer Zellinhalte vollständig wehrlos.

Das analoge Wechselverhältnis fand ich bei schwach sauren und säurelosen Organen, an denen dann unzweifelhafte Schutzeinrichtungen gegen Gefahren von Trockenperioden erscheinen, also Haarbekleidung, Membranverdickung und Peridermbildung, oder bei einigen Begonien (*B. argyrostigma*, *B. Scharffiana*) in der Epidermis collenchymatische Aussteifungsgerüste gegen ein Zusammenschrumpfen der Zellschichten bei starker Transpiration<sup>4)</sup>.

1) W. WESTERMAIER, Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems. PRINGSHEIM's Jahrb. für wissenschaftl. Botanik, Bd. XIV, Heft 1, 1883, p. 43 ff.

2) H. DE VRIES, Über die Bedeutung der Pflanzensäuren für den Turgor der Zellen. Bot. Ztg. 1879, p. 847.

— —, Über den Anteil der Pflanzensäuren an d. Turgorkraft wachsender Organe. Bot. Ztg. 1883, p. 849.

3) W. HILDEBRAND, l. c.

4) W. WESTERMAIER, l. c.

# **Einige histologische Befunde an Coelenteraten.**

## **Erster Teil.**

Von

**Dr. Karl Camillo Schneider, Breslau.**

**Mit Tafel X—XVI.**

---

### **Einleitung.**

In meiner Arbeit über die Zelle (14) war ich betreffs des Zellbaues von Eiern zu Ergebnissen gelangt, die sich folgendermaßen formulieren lassen:

1) Die Zellen (speziell die von mir untersuchten) bestehen aus einem Maschenwerk von geschlängelt verlaufenden, gleichmäßig starken Fäden (Fasern, Balken, Fibrillen, *λίον*); aus körnigen Gebilden (z. B. Chromatin) und aus einer, der Substanz nach nicht näher zu charakterisierenden, Grundmasse (Zwischenmasse, Interfilarsubstanz).

2) Die Fasern sind kontraktionsfähig und besorgen die Bewegungen (aktive) der Zelle (z. B. durch Hervorragen aus der Grundmasse als Wimpern) und die Verlagerungen bewegungsunfähiger Substanzen in der Zelle.

3) Die Kern-, Vakuolen- und viele Zellmembranen erscheinen als Verkittungsprodukte der Fibrillen; ein Unterschied von Kern- und Protoplasmasubstanz besteht demnach in Bezug auf das Gerüst nicht.

4) Die Kernmembran bewirkt die dauernde Gruppierung der Chromatinkörner auf einen bestimmten Raum, indem sie die im Kern gelegenen Faserabschnitte in der Wandung fixiert und so

in ihren Bewegungsäußerungen behindert. Jedenfalls ist diese Vereinigung (meist Centrierung) für die vegetativen Vorgänge in der Zelle (Ernährung, Teilung) von größtem Werte.

5) Die Teilung (indirekte) äußert sich als eine Verlagerung der halben Chromatinmassen durch Arbeit der Fibrillen (Sphäre, Sonne, Spindel) in die zwei Zerfallprodukte des Zellkörpers.

Diese fünf Ergebnisse, die ja im großen Ganzen durch die so bedeutungsvollen Arbeiten VAN BENEDEN's, BOVERI's, FLEMING's, der Gebrüder HERTWIG, RABL's und vieler anderer Forscher angebahnt wurden und auf ihnen beruhen, bildeten für mich die Grundlage der in dieser Arbeit zu schildernden Untersuchungen. Als Arbeitsmaterial dienten mir während eines fast 6-monatlichen Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel Vertreter aller Coelenteratengruppen (mit Ausnahme der Spongien); da die Untersuchung bei einzelnen Species sich nur auf einen Vergleich mancher Verhältnisse mit denen anderer, ausführlicher untersuchter, beschränkte, so werde ich die Befunde an ersteren Formen nur kurz der Beschreibung letzterer zufügen.

Für die Ermöglichung der Arbeit bin ich dem sächsischen Ministerium des Kultus, welches mir einen Arbeitsplatz bewilligte, sowie dem Ministerium des Königlichen Hauses, welches mir ein reichhaltiges Stipendium aus der „König-Johann-Stiftung“ erwirkte, zu besonderem Danke verpflichtet. Auch spreche ich für die Zuvorkommenheit, mit der von den Beamten der Station meinen Wünschen Berücksichtigung zu teil wurde, meinen aufrichtigen Dank aus. ●

### Methoden.

Als günstig für die Untersuchungen erwies sich nur das Mazerationsverfahren in Verbindung mit Tinktion durch Pikrokarmin oder BEALE's Karmin. Färbungen des lebenden Tieres mit Methylenblau, die ich bei Ctenophoren und acraspeden Medusen versuchte, mißglückten durchaus; ich gab deshalb die Versuche, die mir nur Zeit raubten, bald auf; vielleicht ist der Erfolg bei andauernder und methodischer Behandlung größer. Schnitte wurden nur zur Orientierung angefertigt; für rein histologische Fragen fand ich sie nicht brauchbar. Als mazerierende Flüssigkeit gebrauchte ich eine dem HERTWIG'schen Gemisch (5) ähnliche Mischung der Osmium- und Essigsäure: auf 22 Teile Seewasser kamen 2 Teile 1-proz. Osmiumsäure und 1 Teil Eisessig.

Diese Mischung war gleich günstig für alle untersuchten Tiere, nur mußte die Anwendungsdauer wechseln. Maßgebend für diese erschien mir die Färbung, welche die Tiere in der Flüssigkeit annahmen; sobald eine lichte Bräunung eintrat, war meist die Härtung und Mazerierung eine genügende (die Zeit schwankte zwischen 1  $\frac{1}{2}$ , für sehr zarte bis gegen 10 Minuten für widerstandsfähigere Objekte). Die Erfahrung ist hier die einzige, ausreichende Lehrerin; auch ertragen die Tiere oft ganz verschieden lang die Einwirkung der Reagentien, was mir vor allem bei Abtötung des Stammes der Siphonophoren unangenehme Schwierigkeiten bereitete.

### Untersuchungen.

#### A. Siphonophoren.

##### *Forskalea contorta* LEUCK.

Das Ektoderm des Mauerblattes der Polypen bildet eine flache Zellenlage (Fig. 1), in welcher die Zellumrisse nur hie und da zu erkennen sind. Man sieht, im Protoplasma eingeschlossen, große, meist ovale, sich nur sehr leicht tingierende Kerne mit großem Nucleolus, und einzelne, deutlich begrenzte Zellen, entweder mit mehr homogenem, sich gleichfalls färbendem Inhalt, oder von vakuolärem Bau. Vielleicht haben wir in diesen Elementen Drüsenzellen zu erkennen. Die längsverlaufenden Muskelfasern sind schmal-bandförmig, mit spitz zulaufenden Enden, die öfters direkt in die Stützlamelle eingehen; basale Fortsätze in letztere fand ich nirgends. Die untere Kante der Bänder ist etwas in die Lamelle eingesenkt; hieraus erklärt sich die feste Vereinigung beider. Ganglienzellen konnten bei guter Mazeration isoliert werden; sie zeigen (Fig. 2 u. 3) große Kerne mit kleinen Kernkörperchen und stimmen in Form und Verhalten zu Farbstoffen ganz mit den von den Medusen bekannten überein. Die Stützlamelle enthält feinste Fasern, die viel zarter als die Muskelbänder sind und gestreckt verlaufen. Außerdem finden sich auch vereinzelte spiralig gewundene, die an elastische Fasern erinnern.

Die Verdickung des Ektoderms an der Basis der Polypen zeigt bei Osmium-Essigsäuremazeration eine Fülle merkwürdig gestalteter, locker zusammengefügter Elemente, die sofort an die Knorpelzellen des Nesselwulstes der *Carmarina*, wie sie von den Gebrüdern HERTWIG (5) beschrieben wurden, erinnern; sie erscheinen



höchst unregelmäßig umrissen und von starrem, solidem Aussehen; es treten glänzende, meist symmetrisch angeordnete Leisten hervor, die dem Ganzen allerdings den Charakter eines Stützelementes verleihen. Lebend ähneln diese Gebilde indessen durchaus den Jugendstadien der Nesselzellen, und es gelang mir in der That auch, die Identität beider festzustellen. Da das Gleiche nach meinen Beobachtungen auch für *Carmarina hastata* gilt — eine sekundäre Umbildung der jungen Nesselzellen zur Erhöhung der Stützfähigkeit konnte ich nirgends auffinden — so erscheint mir die Deutung der ektodermalen Verdickungen als Stützwulste nicht allgemeingiltig und ihre Funktion genügend erschöpfend. Denn inwiefern hätte ein leicht beweglicher Polyp, wie die Nährtiere der Siphonophoren, eine Stütze nötig? Sollte dagegen nicht die überall zu konstatierende Nebeneinandergruppierung der Bildungsstätten von Nesselzellen mit den Verbrauchsstätten auf Beziehungen zwischen beiden hinweisen? Vom Stiel der Polypen, direkt an deren Basis, entspringen die Fangfäden, auf denen, und zwar in den Nesselknöpfen, ein enormer Verbrauch an Geschossen statthat; bei *Carmarina* erheben sich die Tentakeln aus dem Nesselwulst, bei *Cunoctantha octonaria* oberhalb der Peronien (die WILSON (15) gleichfalls als Stützwulste auffaßt) — daraus scheint mir zu folgen, daß eine Wanderung der jungen Nesselzellen von dem Entstehungsherde nach den Punkten reichlichen Verbrauches angenommen werden muß. Diesen Vorgang direkt zu beobachten, war mir indessen unmöglich.

Der Zusatz der Osmium-Essigsäure zum lebenden Objekt wirkt auf die jungen Nesselzellen des Wulstes stark verändernd und selbst zerstörend ein. Die Wandung um den inneren, sekretgefüllten Raum zerplatzt meist, und die Zelle gewinnt hierdurch, wie durch die gleich noch zu schildernde Lagerung des Schlauches ihr groteskes Ansehen. Da man an den lebenden Zellen außer den Widerhaken nichts vom Schlauch wahrnimmt, so muß ich es als einen glücklichen Zufall betrachten, der mich versuchsweise 50 Proz. Essigsäure dem Gewebe zusetzen ließ und die überraschendsten Bilder lieferte. Man kann die Einwirkung erwähnter Säure an den isoliert im Wulst liegenden, nur in geringer Anzahl vorhandenen, Jugendstadien der großen, ovalen Nesselzellen, die uns in den Nesselknöpfen begegnen werden, sehr gut beobachten; es macht sich sogleich eine Wandung um einen homogenen Raum und röhrenförmige, lichte Streifen im Umkreis derselben, wo auch Protoplasma vorhanden ist, bemerkbar. Die

Streifen sind Fortsetzungen des scharf umgrenzten Raumes und stellen als solche die Anlage des Nesselschlauches außerhalb der Kapsel dar. Von einer Auswerfung des etwa beim lebenden Objekte im Innern der Kapsel gelagerten Schlauches durch den Reiz, wie die starke Essigsäure ihn ausübt, kann nicht die Rede sein, denn dieser Vorgang müßte zur Beobachtung gelangen — er ist sonst mit Leichtigkeit bei jeder Nesselzelle zu konstatieren —; ferner ist die Lagerung des Schlauches um die Kapsel eine durchaus regelmäßige und drittens erscheint der Schlauch nicht frei aufgerollt, sondern von den Fasern der Protoplasma-decke dicht umspinnen. Schließlich deutet die Anordnung des Protoplasmagerüsts an ganz jungen Stadien, die einen Schlauch noch nicht wahrnehmen lassen, auch auf eine Entwicklung desselben außerhalb der Kapsel. In der gleich folgenden Schilderung des Entwicklungsganges, wie ich ihn jetzt annehme, werde ich daher die auf Tafel X dargestellte Bilderreihe im angegebenen Sinne zu deuten versuchen, und wenn es mir auch nicht gelang, sämtliche Einzelheiten physiologisch aufzuklären, so scheint mir doch die fernere Vertretung einer Entstehung im Kapselinnern, wie ich sie in meiner Arbeit über *Hydra* (13) annahm, durchaus unstatthaft (siehe weiteres in der Litteraturbesprechung).

Ich habe nur die Ausbildung der großen, ovalen Nesselkapseln genauer studiert; von der der übrigen kann ich allein angeben, daß der Faden auch außerhalb der Kapsel angelegt wird. Alle gehen hervor aus indifferenten, kleinen Zellen, die in der Tiefe des Wulstes liegen und oft fast nur aus dem Kern bestehen. Die Umrisse sind sehr verschieden, die Protoplasmastruktur aber in allen die gleiche (siehe Fig. 22 u. 23), d. h. das Protoplasma stimmt im Bau überein mit dem der Eier des *Strongylocentrotus lividus*, die ich in meiner diesbezüglichen Arbeit (14) als ganz ursprünglich in der Substanzanordnung hinstellte (siehe S. 3—5 der citierten Arbeit und Nr. 1 der Zusammenstellungen in der oben gegebenen Einleitung). Als jüngstes Entwicklungsstadium ist Fig. 4 aufzufassen; es zeigt sich hier im Innern der stark vergrößerten, indifferenten Zelle ein sekretgefüllter Raum, um welchen sich die Protoplasmafäden zum Teil ziemlich regelmäßig anordnen. Daß der Raum von einer Membran umschlossen wird, deutet schon die scharfe, rundliche Begrenzung desselben an; Fig. 7, die die Protoplasmahülle vermissen läßt — sie ist jedenfalls durch Druck abgestreift worden — zeigt die Wandung

höchst unregelmäßig umrissen und von starrem, solidem Aussehen; es treten glänzende, meist symmetrisch angeordnete Leisten hervor, die dem Ganzen allerdings den Charakter eines Stützelementes verleihen. Lebend ähneln diese Gebilde indessen durchaus den Jugendstadien der Nesselzellen, und es gelang mir in der That auch, die Identität beider festzustellen. Da das Gleiche nach meinen Beobachtungen auch für *Carmarina hastata* gilt — eine sekundäre Umbildung der jungen Nesselzellen zur Erhöhung der Stützfähigkeit konnte ich nirgends auffinden — so erscheint mir Deutung der ektodermalen Verdickungen als Stützwulste nicht allgemeingiltig und ihre Funktion genügend erschöpfend. Inwiefern hätte ein leicht beweglicher Polyp, wie die Nährpolypen der Siphonophoren, eine Stütze nötig? Sollte dagegen nicht die überall zu konstatierende Nebeneinandergruppierung der Bildungsstätten von Nesselzellen mit den Verbrauchsstätten auf Beziehungen zwischen beiden hinweisen? Vom Stiel der Polypen, an deren Basis, entspringen die Fangfäden, auf denen, und in den Nesselknöpfen, ein enormer Verbrauch an Gestein stattfindet; bei *Carmarina* erheben sich die Tentakeln auf Nesselwulst, bei *Cunoctantha octonaria* oberhalb der P (die WILSON (15) gleichfalls als Stützwulste auffaßt) — scheint mir zu folgen, daß eine Wanderung der jungen Nesselzellen von dem Entstehungsorte nach den Punkten reiner Verbrauchs angenommen werden muß. Diesen Vorgang zu beobachten, war mir indessen unmöglich.

Der Zusatz der Osmium-Essigsäure zum lebenden wirkt auf die jungen Nesselzellen des Wulstes stark verformend und selbst zerstörend ein. Die Wandung um den inneren gefüllten Raum zerplatzt meist, und die Zelle gewinnt so wie durch die gleich noch zu schildernde Lagerung doch ihr groteskes Ansehen. Da man an den lebenden außer den Widerhaken nichts vom Schlauch wahrnimmt, so ist es als einen glücklichen Zufall betrachten, der mich auf etwa 50 Proz. Essigsäure dem Gewebe zusetzen ließ, die überraschendsten Bilder lieferte. Man kann die Einwirkung der Säure an den isoliert im Wulst liegenden, in geringer Anzahl vorhandenen, Jugendstadien der großen, ovalen Nesselzellen, die uns in den Nesselknöpfen begegnen werden, beobachten; es macht sich sogleich eine Wandung aus homogenen Raum und röhrenförmige, lichte Streifen derselben, wo auch Protoplasma vorhanden ist, be-

r  
h  
In  
ab-  
Ur-  
aber  
künf-

ch im  
zellen  
rer un-  
en vom  
ten Ab-  
plasmas,  
eristische  
ellen. Es  
im großen  
er mit an-  
en Gerüst-  
Zellen von  
ier vorkom-  
nwerk ange-  
ich, daß die  
, wie in den  
diese sekun-  
käußerung der  
die Einbuch-  
en lang ausge-

**Litteratur:** Da ich die verschiedenen Auffassungen über die Bedeutung der Wulstbildungen, die sich aus Jugendstadien von Nesselzellen zusammensetzen, schon im Text erwähnt habe, so bleibt hier nur noch eine Besprechung der Ansichten betreffs der Nesselkapsel- und Schlauchentwicklung übrig. Nur JICKELI (6) und NUSSBAUM (12) vertraten eine Schlauchbildung außerhalb der Kapseln, welcher Auffassung sich neuerdings auch ZOJA (17) anschloß; sämtliche übrige Autoren, wie auch ich selbst (13) früher, beobachteten aber eine intrakapsuläre Anlage; so zuerst MÖBIUS (11) in seiner vorzüglichen Schilderung der Nesselgeschosse, weiterhin BEDOT bei Hydra, Porpita und Velella (1), ferner WILSON (16) bei einer neuen Actinie, Hoplophoria coralligens, und vor kurzem noch CHUN (3) bei Stephanomyiden der Canarischen Inseln. So schwerwiegend diese Ansichten auch den von mir jetzt vertretenen gegenüber erscheinen müssen, so kann ich sie doch nicht als beweiskräftig genug ansehen; denn ebensogut, wie ich glaube, bei Hydra verschiedene Stadien der Entwicklungsreihe übersehen zu haben — bedarf es ja doch einer vorzüglichen Konservierung des lebenden Gewebes, um klare Bilder zu gewinnen — möchte ich dies auch für jene Beobachtungen für möglich erachten.

Im Entoderm der Polypen fanden sich vier Zellarten, deren eine aber nur durch besonders günstige Mazeration isoliert werden konnte. Wir müssen in dieser Nährzellen erkennen, da die übrigen sich als Sekret-, indifferente und Ganglienzellen erweisen. Die Struktur der ersteren ist eine außerordentlich lockere und unregelmäßige; wir sehen in Fig. 19 und 20 dicke Gerüstbildungen welche gerüstleere Räume umschließen (vielleicht Vakuolen) und die selbst wieder von zartem Maschenwerk mit glänzenden, körnigen Einlagerungen, welche in Fig. 19 am deutlichsten gezeichnet sind, umsponnen werden. Diese merkwürdige strukturelle Ausbildung der Nähr- oder Epithelmuskelzellen ist Ursache, daß bei Zusatz der Reagentien die einzelnen Elemente leicht in eine Menge Bruchstücke zerfallen, wodurch natürlich eine Diagnose unmöglich wird. Nur peripher und in der Kern- und Muskelregion ist das Gerüst engmaschiger; die schmal-bandförmigen Muskeln werden von ihm in ihrem ganzen Verlauf, welcher ein weit kürzerer, als der der ektodermalen Muskeln, ist, begleitet. Mit der Lamelle sind die Muskeln, wie ja auch jene nicht durch Zapfenbildungen (was z. B. bei Hydra (13) der Fall ist) verbunden; da sie auch nicht im geringsten in diese eingesenkt erscheinen, so ist erklärlich, daß sie sich sehr leicht ab-

lösen und in Verbindung mit der Zelle isoliert werden können. Von den Strangbildungen im Gerüst sind die Bänder trotz des gleichen Glanzes — ich habe nur der Unterscheidung wegen erstere dunkel, letztere hell gezeichnet — leicht durch die regelmäßige Begrenzung und den sich gleichbleibenden Durchmesser zu unterscheiden; die Stränge in ihrer wechselnden Ausbildung erinnern sofort an jene in der Stützzelle (Fig. 18) und können vielleicht wie diese gedeutet werden.

Daß die in Fig. 21 dargestellte Zellform als drüsiges Element aufzufassen ist, unterliegt wohl keinem Zweifel, obgleich eine ausgesprochene körnige Struktur nicht zu Tage tritt. Das kompakte Aussehen jedoch, die Lage des Kerns am basalen Zellende, die faserige Gerüstanordnung und vor allem die ausgesprochene Färbbarkeit erscheinen wohl hierfür beweisend; auch vermißt man Körnerbildungen ja nicht durchaus. Bei *Apolemia* werden wir ganz ebenso geformte Zellen finden, die aber dicht angefüllt von glänzenden Körnern sind und daher keinen Zweifel an ihrer drüsigen Natur aufkommen lassen.

Die Gerüststruktur der indifferenten Zellen (siehe Einleitung) ist in Fig. 22 und 23 sehr gut wahrzunehmen. Die Formeninkonstanz derselben habe ich schon weiter oben erwähnt; als charakteristisch für indifferente Zellen erscheint mir, meinen Befunden gemäß, nur die Gerüstverteilung, die mit der von den Eiern des *Strongylocentrotus* geschilderten (14) übereinstimmt.

**Litteratur:** CLAUS (4) erwähnt aus dem Entoderm der Nährpolypen nur unregelmäßige, drüsenähnliche Zellen, die mit großen rundlichen Körnern erfüllt sind. Welcher der beiden, von mir beschriebenen Zellarten jene Art entspricht, ist nicht zu bestimmen.

Um den Bau der Nesselknöpfe verstehen zu können, bedarf es zuerst einer Klarstellung der Verhältnisse am Fangfaden, weil beide direkt ineinander übergehen. Da ich weder die Beschreibung KOROTNEFF's (9), noch die mit vorzüglichen Bildern versehene Darstellung CHUN's (3) für ganz erschöpfend halte, so werde ich auf die so komplizierten Wehrorgane der Siphonophoren möglichst genau eingehen und an die Schilderung der Verhältnisse bei *Forskalea* sogleich die des Nesselknopfes einer verwandten Art, die ich leider nicht genau bestimmen konnte, anschließen. Bei ersterer Species zeigt der Durchschnitt der Seiten- oder Nebenfangfäden, welche die Knöpfe tragen, vor allem eine bedeutende Entwicklung der Lamelle (Fig. 24). Es erheben sich eine Menge



oft sich wieder spaltender Längsleisten, die wir auf Fig. 25, welche ein abgespaltenes Stück des Fangfadens, seitlich betrachtet, repräsentiert, von der Fläche sehen. Hier zeigt sich ferner, daß die Lamelle auch quere Fortsätze in den vom Entoderm umkleideten inneren Kanal abgibt, die eine eigentümliche Anordnung des Entoderms, und zwar geldrollenartig, veranlassen. Fig. 27 giebt ein Bild von einer isolierten derartigen Abteilung des Entoderms; wir bemerken, daß die Zellenleiber in eins zusammengefloßen sind und einen, nach der ventralen Seite des Fangarms geöffneten, Ring bilden. Vier Kerne finden sich mit großer Regelmäßigkeit vor. Das Ektoderm besteht aus einfachen Epithelzellen, aus drüsenähnlichen, d. h. mit weitmaschigem Gerüstwerk versehenen und halbkugelig hervorragenden, Elementen und aus jugendlichen Nesselzellen. Fig. 25 und 28 geben ein Bild von diesen Verhältnissen. In den Nesselzellen ist hie und da (Fig. 29) ein dunkler Streifen angedeutet, der wahrscheinlich auf den dicken Anfangsteil des Schlauches und die Widerhaken zu beziehen ist. Die Längsleisten der Lamelle zeigen isoliert und von der Seite gesehen (Fig. 26) eine längsfaserige Beschaffenheit; die Fasern ziehen wellenartig gebogen dahin und sind hie und da, wie die linke isolierte Faser der Figur darstellt, abgeplattet und in feinere Fäden aufgelöst. Daß diese Fasern nicht als Muskeln des Ektoderms zu deuten sind, sondern zur Lamelle gehören, beweist einmal ihr Verhältnis zum elastischen Band des Nesselknopfes, und zweitens die Anwesenheit anderer, zarter Fasern, die im Ektoderm, vom Protoplasma umsponnen, längs dahinziehen und als Muskeln, am Fangfaden zwar nicht leicht, am Knopf jedoch mit Sicherheit, zu erkennen sind. — Betreffs der jugendlichen Nesselzellen muß ich noch anführen, daß diese stellenweis in Menge (Fig. 28), stellenweis gar nicht (Fig. 25) vorkommen; es könnte dies immerhin auf eine zeitweise Beförderung größerer Mengen der Jugendformen vom Wulst der Polypen nach den Knöpfen zu hindeuten.

Der Knopf besteht, wie aus Fig. 33 zum Teil ersichtlich ist, aus dem flach ausgebreiteten Entoderm, das allseitig von der Lamelle und deren Umbildungsprodukten (elastische Fasern und Angelband) umhüllt ist und aus dem Ektoderm, welches einseitig (dorsal) sehr hoch ist, und hier das Nesselpolster bildet, ventral dagegen sich sehr abplattet und hier die Muskelfasern enthält. Seitliche Partien fehlen auf Grund der flächenartigen Ausbildung des Entoderms ganz. Der Nesselkopf ist in anderthalb Spiral-

windungen gedreht; die Begriffe dorsal und ventral sind deshalb nur in Beziehung zum Bau des Fangfadens verwertbar. Die bedeutendsten Veränderungen unter den drei Schichten der Fangfäden macht bei Übergang dieser in die Nesselknöpfe die Stützlamelle durch. Nur ventral erhält sie sich als gleichmäßig dickes oder vielmehr dünnes Blatt; an den Seiten schwillt sie zu zwei außerordentlich kräftigen Bändern an (Fig. 33 u. 30), die am Ende des Knopfes ineinander übergehen (elastische Bandschlinge); dorsal schließlich bildet sie eine etwas gewölbte Decke, in welcher sich die Fasern, die wir an den Längsleisten auf den Fangfäden kennen lernten, regelmäßig, in stark geknicktem Verlauf, nebeneinander anordnen. Diese seltsame Anordnung lehrt, daß die Faser erst bei der Entladung des Knopfes ihre volle Länge entfalten soll, da dann die Verbreitung der Geschosse auf einem möglichst großen Raum von bedeutendem Vorteil ist. Deshalb sind aber die Kapseln nicht dicht nebeneinander, sondern in bestimmten, größeren Abständen der Faser angefügt (siehe in Fig. 32 die eine isolierte Faser links), denn wäre ersteres der Fall, so könnten nicht eine so große Menge Fasern der gegebenen Länge auf dem engen Polsterraum vereinigt sein, da dann die Zahl der Nesselzellen eine viel zu beträchtliche wäre. — In Fig. 30 ist die regelmäßige Anordnung der Krümmungen (die die dichte Aneinanderfügung der Kapseln im Polster zur Folge hat) nicht mehr ersichtlich, da die Zerstörung des Knopfes auch die Lagebeziehungen der Fasern veränderte und die starken Krümmungen entrollte. Das Gleiche gilt für das elastische oder Angelband, denn auch dies bestand aus einer Menge gleichmäßig zusammengefügter Fasern, die aber wie Fig. 31 zeigt, durch die Zertrümmerung des Ganzen sich entwirrten und dabei zumeist streckten. Während die dorsalen Fasern die kleineren, langen Nesselkapseln (Fig. 32, 33) tragen, stehen die Fäden des Angelbandes, wie es scheint, in Beziehung zu den großen, ovalen Kapseln (Fig. 33). Wir haben in diesen jedenfalls die gleichen Elemente, nur in vollendeter Ausbildung, zu sehen, die als Jugendstadien im basalen Ektodermwulst der Polypen sich vorfinden und oben beschrieben wurden. Ihre Wanderung vom Wulst zum Knopf konnte allerdings bis jetzt nur erschlossen werden; sichere Beobachtungen darüber sind noch zu gewinnen. Die schließliche Ausbildung geben Fig. 35, 38 und 39 wieder. Die innere, zartere Kapselwand, die sich in den dicken Anfangsteil des Schlauches fortsetzt — was Fig. 36 besonders klar zeigt — tritt

in Fig. 35 deutlich hervor, da sie sich lokal von der äußeren, stärkeren Wand etwas abhebt. Diese umschließt auch das Vorderende der Kapsel; ja, der Verschuß wird bei dieser Kapselform sogar noch durch einen polsterartigen Knopf von homogener Beschaffenheit verstärkt. Im Anfangsteil liegen die Widerhaken, die Fig. 38 außerhalb vorstellt; hier, wie in Fig. 37, sehen wir auch, wie der Prozeß der Kapselentleerung durch Ausstülpung des Schlauches bewirkt wird; wie der, im Kapselinnern dünne, weil sekretleere, Schlauch durch den Druck des eintretenden Sekretes außerordentlich erweitert wird, aus der Kapsel vortritt und den noch unumgestülpten Abschnitt in sich mit fortreisst. Was die Ursache des Vorganges ist, ist speziell für die Verhältnisse hier im Knopf kaum zu ersehen. Da die Beobachtung muskulöser Vorrichtungen im Umkreis der Kapseln (19), eine Druckwirkung von außen auf das Sekret über jeden Zweifel erhebt, so kann von einer Auslösung von Spannkraften im Sekret selbst nicht die Rede sein; in der Umgebung der Nesselkapseln des Knopfes findet sich aber nur eine ganz geringe Menge von stark pigmentiertem Protoplasma und nicht die Spur von muskulösen Gebilden — daher bleibt nur übrig, die äußere starke Wandung selbst als muskulös aufzufassen. Dem würde ja auch nicht die Anwesenheit echter Muskelhüllen bei anderen Kapselarten widersprechen, weil diese wohl nur eine Vervollkommnung der Druckäußerung bezweckt; dafür aber spricht das Vorhandensein einer zweiten Hülle um den Sekretraum überhaupt, denn um das Austreten von Sekret aus dem gegebenen Raum zu verhüten, genügte ja schon die innere Wandung, wie wir dies an den Jugendstadien z. B., die sich auf den Fangfäden vorfinden, mit Sicherheit ersehen.

Die sonderbare Anordnung des Entoderms erhält sich auch am Nesselknopf, wie Fig. 33 lehrt; nur sind hier die Geldrollen flach ausgebreitet, da der Innenraum zwischen den beiden Flächen der Lamelle ein schmaler ist. Ventral auf dieser bildet das Ektoderm nur eine ganz dünne Schicht — während es hingegen dorsal zu dem hohen, dicken Nesselpolster anschwillt —; diese Schicht ist aber deshalb äußerst interessant, da sie deutlich längsziehende Muskelfäden erkennen läßt, die auf diesen Raum beschränkt sind. Es giebt also in der That Muskeln im Nesselknopf, deren Aussehen ein durchaus verschiedenes von dem der geknickt ziehenden Stützlamellenfasern ist. Diese Feststellung, die durch die Befunde bei der gleich zur Schilderung kommenden anderen Siphonophore

außerhalb jedes Zweifels gestellt wird, beweist sicher, daß die Musculatur mit den Nesselkapseln hier nichts zu schaffen hat; daß als Träger dieser vielmehr einzig und allein die im Fangfaden vorgebildeten, im Knopf so regelmäßig gelagerten Fasern der Stützlamine bezeichnet werden müssen. Und daß diese Fasern selbst nicht muskulöser Natur sein können, erhellt aus ihrem eigentümlichen Verlauf, aus ihrer völligen Isoliertheit von Zellen so klar, daß außer KOROTNEFF, der sagt (9): „In diesem Sinne darf also das elastische Band als eine Muskelbildung figurieren“, wohl niemand dieser Ansicht entgegengetreten wird.

Der Endfaden ist ebenfalls an Nesselzellen reich, die, wie im Knopf, elastischen Fasern (Fig. 34), d. h. Fasern, die von der Lamelle sich herleiten, aufsitzen. Die Kapseln gehören der langen, schmalen Form (Fig. 32) an, welche die Hauptmasse des Nesselpolsters bildet. In diesem haften sie verkehrt, also mit dem Pol, durch den der Schlauch austritt, den elastischen Fäden an, die großen, ovalen Kapseln dagegen normal, nur etwas schräg geneigt (Fig. 33) am Polsterrand fixiert sind. Ich konstatierte stets 2 Fasern im Endfaden, die also, wie im Polster, Äquivalente der Lamelle sind; eine Verwechselung mit Muskeln ist hier ebensogut unmöglich, wie dort, denn es finden sich solche, die denen des Knopfes völlig gleichen, neben ihnen vor. Man erkennt längsziehende, gestreckte, zarte Fäden, die vom Protoplasma umsponnen sind — diese eigentümliche Lagerungsweise erklärt sich jedenfalls aus der Abwesenheit einer soliden Stützlamine.

Unbestimmte Agalmide. Unter dem von der Station gelieferten Material an Siphonophoren befand sich auch ein Exemplar einer kleineren Form, welches ich leider konservierte, ohne es vorher näher zu bestimmen, da ich es für eine Forskalea ansah. Wie ich später fand, unterschied es sich von dieser wesentlich auch nur in wenigen Stücken, vor allem im Bau der Nesselknöpfe; genau jedoch die Gattung zu ermitteln, der diese Art eingereiht werden muß, gelang mir weder nach den Zeichnungen von Nesselknöpfen der älteren Werke von LEUCKART (10) und KÖLLIKER (8), noch nach dem großen HAECKEL'schen Werke (18), oder den Arbeiten von KOROTNEFF (9) und CHUN (3). Ich muß mich deshalb begnügen, erwähnte Form als unbestimmte Agalmide anzuführen; um jedoch eine Nachbestimmung zu ermöglichen, werde ich in der Beschreibung der Knöpfe so genau wie möglich sein.

Der Nesselknopf (Fig. 40) stellt eine nicht allzu dicke, cylindrische Erweiterung des Fangfadens vor, die am freien Ende,

sich verschmächtigend, abgerundet endet und einen kurzen Endfaden trägt. Die peripheren Zellen sind großblasig und polygonal umrissen; sie umhüllen das starke, anfangs dicht aufgerollte elastische Band und nach vorn zu die Anhäufung der Nesselzellen, die gegen das Band zurückgebogen ist. Es kommt hierdurch also eine Involucralbildung zustande, denn das Nesselpolster, welches wie bei *Forskalea* auf einer Schlinge des Bandes ruht, müßte ja eigentlich in dessen Verlängerung liegen. In dieser Hinsicht unterscheidet sich der Knopf von denen aller anderen Siphonophoren, deren Beschreibung ich nachschlug. Ein sehr deutlicher Muskelstrang zieht an der gestreckteren Seite des Cylinders entlang und verliert sich vorn in einem dicken, kurzen, stark pigmentierten Wulst, der dem Ganzen aufsitzt und den Endfaden trägt. So leicht das bis jetzt Angeführte zu erkennen war, so schwer fiel die Spezialisierung der einzelnen Gewebe. Dies gilt vor allem für das Entoderm. Im Senkfaden stellt es einen dünnen Strang vor, der bei Beginn des Knopfes plötzlich stark anschwillt. Es bildet große Zellen, die aber dort, wo das elastische Band, dicht aufgerollt, anfängt, verschwinden. Daß es aufgehört haben sollte, schien mir der plötzlichen Verdickung wegen unwahrscheinlich; aber das solide, elastische Band zeigte in seiner Umgebung nur die großblasigen Zellen, die auch peripher lagen. Es fiel mir indessen auf, daß eine fortlaufende Membran 2 Schichten unter ihnen sonderte. (In der Figur sind die Zellen außerhalb der Membran dunkler als die innerhalb gezeichnet.) Untersucht man nun die Übergangsstelle der Lamelle in das Band genau, so kann man sehr mühsam erkennen, daß hier das Entoderm, das ja im Innern des Bandes nicht verbleiben könnte, durch allerdings nicht sicher darzustellende Lücken austritt und das Band im Knopfe umgiebt. Ektoderm und Entoderm sind morphologisch also gleichartig beschaffen und, statt durch eine Stützlamele, die ja als Angelband vom Entoderm umhüllt wird, nur durch eine dünnere, sekundäre Membran getrennt. Das Entoderm ist mit seinen seitlichen Zellwandungen innig dem Band vereint, und man nimmt selbst am isolierten Band meist noch abgerissene Teile derselben war. Das Protoplasma der Zellen (auch im Ektoderm) erscheint völlig in die dicken, festen Zellwände umgewandelt; selbst am peripher gelegenen Kern ist kaum eine Spur noch nachzuweisen. Nach dem Nesselpolster zu verliert sich das Entoderm allmählich im Umkreis des elastischen Bandes; im Polster selbst ist es nicht mehr anzutreffen.

Das Angelband erscheint erst in enge Windungen zusammengelegt; diese werden jedoch lockerer, wobei sich das Band verdickt, und vor dem Polster ist es bei starker Verjüngung fast ganz gestreckt. Hier biegt es in das Polster um und teilt sich in zwei seitlich ziehende, starke Äste, die sich am Polsterende wieder vereinen. In ihrem Verlauf geben sie eine Menge dünner Seitenfäden (Fig. 41) ab, die, ganz wie bei *Forskalea*, in dicht aneinander gepreßten Windungen dahinziehen und die Nesselzellen tragen. Sie sind ebenfalls im Band bereits präformiert, wie die Figur lehrt, die letzteres etwas gelockert wiedergibt; es zerfällt also auch hier die Lamelle der Senkfäden in eine Menge gleichmäßig starker, bald weniger, bald mehr, schließlich sogar sehr dicht gewundener Fasern, die völlig denen im Knopf der *Forskalea* gleichen.

Höchst interessant ist aber vor allem die Ausbildung der Muskulatur; sie ist eine derart klare und durchsichtige, daß auch die Beobachtungen über die Muskelfaser bei *Forskalea* wesentlich dadurch gestützt werden. Wie dort, ist auch hier die Muskulatur einseitig gelagert, und zwar ebenfalls auf der dem Polster entgegengesetzten Seite. Im Ektoderm der weniger gekrümmten Längsfläche des Knopfes tritt sehr deutlich ein faseriger Strang hervor, der sich dem Senkfaden zu in zartere Fäden auflöst. Isoliert erkennt man diese als selbständige Muskelzellen (Fig. 42) mit länglichem Kern und locker-fibrillärer Struktur. Jede Zelle besteht aus zarten Längsfasern, die — wie es scheint, durch den Reagentieneinfluß — leicht geschlängelt und wenig innig verbunden dahinziehen und nur hie und da durch eine homogene Binde-masse fester vereint und regelmäßiger geordnet, d. h. deutlich parallel gestreckt, erscheinen. Diese Zellen als andere denn muskulöse Elemente aufzufassen, scheint mir durchaus unhaltbar, denn die geschilderte morphologische und strukturelle Ausbildung spricht unzweideutig für die eben gegebene Erklärung. Ganglienzellen, die derart plump enden, habe ich nirgends gefunden, und noch andere Deutungen verbietet die ektodermale Lage. Was aus ihnen nach dem Eintritt in den terminalen dicken Wulst wird, konnte ich nicht feststellen, da mir eine selbst nur mäßige Isolation der Elemente desselben nicht gelang. Ich kann von ihm nur angeben, daß er stark pigmentierte Nesselzellen enthält.

Die Anordnung der Nesselzellen im Polster entspricht durchaus der bei *Forskalea* beobachteten; es finden sich gleichfalls normal befestigte, große, ovale und mit dem Vorderende angeheftete,



kleinere, längliche Kapseln vor. Der Endfaden enthält stark blasig vorgewölbte Gebilde und dürfte deshalb reich an Drüsenzellen sein. Eine Isolierung seiner Bestandteile gelang mir jedoch nicht.

Litteratur: CLAUS (4) hält die an den Septen der Stützelamelle in den Senkfäden verlaufenden Längsfasern, die ich als zu dieser direkt gehörig auffasse, für Muskelfibrillen; über die Beschaffenheit des Bandes ist er zweifelhaft. Doch ist ihm aufgefallen, daß die Nesselzellen sowohl an Lamelle (d. h. der aus dieser hervorgegangenen Bandschlinge), wie an Muskeln angeheftet sein sollten. Nur das erscheint ihm sicher, daß das Band nicht entodermalen Ursprungs sein kann, denn Entoderm findet sich ja innerhalb der Spiralzüge des Doppelbandes (siehe meine Fig. 33). KOROTNEFF's (9) Untersuchungen verbreiten sich über eine Menge verschiedener Siphonophorenarten; es wird hierdurch sehr erschwert, seine ohnehin nicht leicht verständlichen Schilderungen, die sehr reich an Folgerungen sind, unter einander zu beurteilen und in ihren Beziehungen zu einander abzuschätzen. Da CHUN (3) in seiner letzten Siphonophorenarbeit bereits eine Kritik derselben bringt, so begnüge ich mich damit, nur Weniges hervorzuheben. Wie CLAUS hält auch KOROTNEFF die Fasern, welche die Zellen des Polsters tragen, für muskulös — wie schon oben angeführt, faßt er ja sogar auch das elastische Band als Muskelbildung auf, obgleich er dessen Zusammenhang mit der Stützelamelle bei *Abyla* konstatiert —; „da die Muskelfibrillen des Endfadens (womit er die zwei elastischen Fasern, welche die Nesselzellen tragen, meint) mit den Nesselkapseln ektodermal sind, so ist die entodermale Entstehung der Bandnesselorgane, welche zum elastischen Band gerade in dem gleichen Verhältnis stehen, wie die des Endfadens, sehr plausibel.“ Für das Ektoderm bleibt am Knopf da allerdings, wie auch CHUN hervorhebt, sehr wenig übrig. Auch die Erklärung des Entladungsvorganges wird durch die eben skizzierten Betrachtungen hinfällig. KOROTNEFF giebt für *Forskalea ophiura* an, daß die zwei Schnüre, in welche sich das Band teilt, ehe es in die Platte gelangt, sich spiralig umeinander winden und dann die bekannte Schlinge bilden. „Bei der größten Anstrengung der Gebilde können sich die Umbiegungen und die Spirale auseinanderwickeln — es ist also eine Reserve der kinetischen Kraft.“ Ich muß gestehen, daß mir diese Folgerung mehr als gewagt erscheint; denn wenn das Band in der That kinetische Kräfte in sich reserviert, also Spannkkräfte enthält, so ist doch eine Entfaltung dieser bei größter Anstrengung der Gebilde selbst

nicht denkbar. Es ist indessen möglich, daß KOROTNEFF in seiner Deutung des Bandes als Muskelbildung eine Erklärung hierfür fand; ich kann mich derselben jedoch, ebensowenig wie CHUN, anschließen. Nach CHUN (3) hat jedoch das Band folgende Funktion; er giebt an, daß „nie ein Lockern der Serpentinwindungen zur Beobachtung gelangt“, daß vielmehr der „von elastischen Kräften ausgeübte Zug“ ein Zusammenziehen auseinandergedehnter Krümmungen bewirke. „Das Angelband spielt die Rolle eines Accumulators: ein Abreißen der Beute bei energischen Fluchtbewegungen wird verhütet durch das Lockern der Schleifen, welche andererseits bei dem Nachlassen solcher Versuche sich wieder eng aneinanderlegen.“ Ich schließe mich dieser Deutung völlig an; bei einem Zug am Bande wird in dieses Spannkraft eingeführt, die eine Rückkehr in die alte Lage bewirkt. Die Windungen müssen also präformierte, von allem Anfang an vorhanden gewesen sein, da sonst umgekehrt, bei Annahme einer Druckwirkung auf das ursprünglich gestreckte Band, die Windungen sich von selbst auflösen müßten. Bei den elastischen Fäden jedoch scheint mir die gleiche Annahme nicht vertretbar, denn im Endfaden haben sie einen fast gestreckten Verlauf. Es wird zu einer Entrollung der im Polster angehäuften Fäden kommen (bei der Zersprengung des Knopfes durch Kontraktion der Muskelfasern) und hierdurch die Wirkung der Nesselzellen auf größere Distanzen hin möglich werden. Von einer Thätigkeit der Fasern im Sinne des Bandes könnte auch deshalb keine Rede sein, da die elastischen Fasern gar nicht dem Zug des Beutetieres ausgesetzt werden, wie dies für das Band gilt, welches durch die Anheftung des Endfadens an das Tier (durch die Abscheidung klebriger Sekrete) mit diesem in Verbindung tritt, sondern frei sich im Wasser verteilen.

*Forskalea contorta*. Der Stamm besteht, wie bekannt, aus einem von Entoderm ausgekleideten Centralkanal (der bei *Forskalea* ganz excentrisch liegt), aus einer dorsal außerordentlich entwickelten, mit septalen Leisten besetzten, Stützlammelle, an welcher die äußerst kräftige Muskulatur sich anheftet, und aus dem hochinteressanten Ektodermepithel. Da es mir nicht gelang, ersteres in seine Bestandteile zu zerlegen — denn durch die ganze Tiefe des Ektoderms und der Lamelle dringen die Reagentien nur sehr ungenügend — so verzichtete ich auf eine nähere Untersuchung; vor allem zog mich auch das Studium des Ektoderms an, dessen Beschreibung durch KOROTNEFF (9) mir

wenig genügend erschien. In der That weichen meine Befunde von den seinigen auch sehr beträchtlich ab; ich werde deshalb die letzteren zuerst kurz skizzieren und dann die meinen folgen lassen.

Das ektodermale Epithel besteht nach KOROTNEFF aus zwei Schichten; zu oberst finden sich spindelförmig verlängerte Zellen, deren faserförmige Enden eine unter den Zellen liegende horizontale Schicht bilden, die vielleicht als quere Muskulatur aufzufassen ist; darunter bemerkt man eine unterbrochene Lage von konischen Zellen, die sich in lange, centripetale Ausläufer fortsetzen und mittels dieser an die starken Längsmuskeln treten, deren Bilderinnen sie sind. KOROTNEFF erkennt in diesen konischen Zellen „Neuromuskelzellen“, die an der ventralen Stammseite in Tastzellen übergehen und dort ein starres Haar tragen. Es schienen also endlich die bis jetzt nirgends gefundenen, von KLEINENBERG postulierten Elemente nachgewiesen zu sein; als ich jedoch selbst nach den „unter dem Epithel gelegenen“ Neuromuskelzellen suchte, fand ich sie, wie ich erwartet hatte, nicht, wohl aber andere, hochinteressante Gebilde. Die zweierlei Zellen, welche KOROTNEFF unterscheidet, fallen nämlich in eins zusammen; es giebt nur eine Schicht Epithelzellen, und diese zeigen sowohl die peripher-horizontalen, wie die centripetalen Ausläufer. Betrachtet man ein Epithelstück von oben, so erkennt man genau das, was KOROTNEFF sagt (Fig. 43): schmale, langgezogene Elemente, deren Enden jedoch wohl nur am stark kontrahierten Tier, wie es selbst die beste Konservierung darbietet, in die Tiefe treten. Von der Seite gesehen geben die Zellen ein ganz anderes Bild (Fig. 44); zu dem schwächtigen, von oben wahrgenommenen Teil tritt ein verschieden, aber meist viel stärker, entwickelter Körper, der sich basal in wechselnd gestaltete Ausläufer verlängert. Um die verschiedene Ausbildung des unteren Zellabschnittes zu verstehen, muß man die septalartige Anordnung der Lamelle berücksichtigen; wir werden dort die längsten basalen Fortsätze suchen müssen, wo die Muskulatur tief im Grund der Interseptalräume hinzieht. Daß die Fortsätze direkt mit den kontraktilen Bändern zusammenhängen, scheint mir nicht zweifelhaft, obgleich ich es nicht unzweideutig beobachten konnte; da jedoch eigene Muskelzellen nicht existieren, da ferner bei anderen Siphonophoren die Verbindung eine thatsächlich nachweisbare ist (siehe „unbestimmte Agalmide“, weiter unten), so haben wir die Ektodermzellen wohl als Epithelmuskelzellen zu deuten. Je nach

der stärkeren Entwicklung des peripher oder tiefer gelegenen Teiles der Zellen liegt der Kern bald höher, wo er länglich, oder tiefer, wo er plumper gebildet erscheint. Die Formen der ganzen Zellen sind ganz außerordentlich mannigfaltige; an den Seitenpartien des Stammes sind die peripheren Ausläufer fast immer gut ausgebildet (Fig. 44); letztere sind bald einfach und gleichmäßig begrenzt, bald teilen sie sich in der wechselndsten Weise (Fig. 45), bald gehen sie darin sogar so weit, daß sie der Zelle Formen verleihen, die diese einer Ganglienzelle täuschend ähnlich erscheinen lassen (Fig. 46 und in Fig. 43 eine scharf markiert gezeichnete Zelle). Bei letzteren Gebilden mangeln centripetale Ausläufer häufig ganz; jedoch die stellenweise plumpe und unregelmäßige Ausbildung der horizontalen Fortsätze, vor allem aber die Zwischenformen, die von den gewöhnlichen Epithelzellen zu den ganglienzellähnlich gestalteten überleiten, lassen eine Deutung dieser als nervöse Gebilde nur schwach begründet erscheinen. An der dorsalen Seite imponiert das Epithel derartig geformt, wie KOROTNEFF es für seine Schicht der Neuro-muskelzellen schildert. Die Zellen sind von cylindrischer oder konischer Gestalt (Fig. 47), und es kommen (Fig. 48) die oberen Ausläufer fast ganz in Wegfall. Dafür ist die Ausbildung der centripetalen Partien eine beträchtliche, und da dorsal die Septen der Lamelle schmaler erscheinen, so gehen die Fortsätze in geringen Abständen zu größerer Tiefe. Auch deren Form ist ebensowenig, wie die der oben beschriebenen Ausläufer, eine konstante; es kommen sowohl einfache, wie mehrfach gespaltene vor. Ihr Protoplasma ist, wie auch das der mittleren Zellpartien, meist flächenartig abgeplattet; es ist dies am lebenden Objekt jedenfalls nicht oder in geringem Maße der Fall, denn wir haben die starke Kontraktion des Stammes in der Längsrichtung, die eine Verlängerung und Abplattung der Elemente in der Querrichtung zur Folge haben muß, dafür verantwortlich zu machen.

In der Mitte der dorsalen Stammfläche bemerkt man schon mit bloßem Auge eine dunkle Linie, die sich durch die Anwesenheit subepithelialer, riesiger Elemente ergibt, die in einer Reihe angeordnet sind. KOROTNEFF (9) schildert sie als plump geformte Zellen, welche kurze, pseudopodienartige Fortsätze an die Umgebung abgeben und erklärt auf Grund dieser Befunde die Zellreihe als das Gehirn der Siphonophoren. Die Beobachtungen KOROTNEFF's berechtigen zu diesem Schluß sicher nicht, indessen bin auch

ich der Ansicht, daß wir die Elemente der Reihe als nervöse zu deuten haben, aber auf Grund von Isolationen dieser, die durchaus andere Bilder lieferten, als KOROTNEFF sie darstellt. Für die genannte Auffassung spricht die Anwesenheit von zum Teil ganz außerordentlich langen Ausläufern (Fig. 50 [hier nur angedeutet] u. 51) und die dunkle, gelblich-braune Färbung, wie sie die Zellen durch die Einwirkung der Osmium-Essigsäure annehmen. Dagegen ist aber Verschiedenes anzuführen; so vor allem die plumpe wechselnde Form (Fig. 49) der einkernigen Elemente; der Zusammenhang aller in der Längsline der Reihe durch dicke Protoplasmabrücken, und besonders die syncytienartige Ausbildung vieler Reihenglieder (Fig. 50). Ohne daß die geringste Spur von Zellgrenzen wahrgenommen werden könnte, erscheint ein solches Glied als kompakte, in der Querrichtung des Stammes (Fig. 50) verlängerte Protoplasmamasse mit einer wechselnden Zahl an Kernen. Auch in den riesigen Ausläufern, die stets sehr scharf begrenzt und in dem Durchmesser wenig schwankend erscheinen, finden sich Kerne; es läßt sich aber auch hier das Territorium der einzelnen Zellen nicht im geringsten feststellen. Das Ganze gleicht demnach einem ungeheuren Protoplasmastrang, der im steten Wechsel bald plumpe einzellige, bald noch plumpere vielkernige Anschwellungen darstellt, die durch derbe Brücken verbunden sind. Und von diesem Riesensyncytium strahlen nach rechts und links und unten kräftige Fortsätze, selbst mit Kernen versehen, aus, die den Stamm im Epithel umspinnen, sich spalten, zarte Äste abgeben und jedenfalls mit anderen Elementen in Verbindung treten. Konstatieren konnte ich diese nicht; je mehr sich jedoch die Ausläufer ausziehen und verschmächtigen, desto mehr vermindert sich die Regelmäßigkeit ihrer Begrenzung, und desto schwieriger hält es, sie von den Fortsätzen der Epithelzellen, die ja auch bunt in allen Richtungen, besonders bei den ganglienzellähnlichen Gebilden, ziehen, zu unterscheiden. Mit Sicherheit möglich ist es überhaupt nur dann, wenn die Länge des Gebildes sie als nicht zu Epithelzellen gehörig erweist.

Ist man nun berechtigt, ein derartig ausgebildetes Zell- und Syncytialsystem als Centralstelle des Nervensystems zu bezeichnen? Daß ein solches überhaupt vorhanden sein dürfte, legt allerdings die geradezu blitzschnelle Reizübertragung über selbst sehr ausgedehnte Forskalea-Exemplare hin nahe. Bei *Apolemia uvaria*, wo eine entsprechende Bildung, wie sie eben geschildert wurde, fehlt, beobachten wir auch nicht diese ruckartigen Ver-

kürzungen des Ganzen; hier erfolgen Kontraktionen des Stammes langsamer und gewöhnlich nur lokal (bei großen Exemplaren). In diesem physiologischen Befunde scheint mir in der That eine Gewährleistung für die Richtigkeit der oben von mir ausgesprochenen Ansicht gegeben zu sein, und wenn wir es auch nicht mit einem Gehirn, wie KOROTNEFF will, zu thun haben, so doch jedenfalls mit einer Vereinigung nervöser Elemente zu einer für blitzschnelle Reizübermittlung geeigneten Leitbahn am Forskaleastamme.

Über die starken Längsmuskeln ist an dieser Stelle wenig zu sagen. Wie CLAUS (4) und KOROTNEFF (9) schildern, sind es gleichmäßig breite, beiderseits spitz endende, dünne Bänder, an deren schmalen Flächen und Spitzen meist Protoplasma angeheftet ist, das jedenfalls den Zusammenhang der Bänder untereinander und mit den Epithelzellen vermittelt. Wie Fig. 52 zeigt, läßt sich eine zarte Längsstreifung der Muskeln, wenigstens meist, beobachten.

Die Stützlamelle zeigt deutliche Fasersysteme, in denen CLAUS (4) „aus verdichteter Substanz der hyalinen Stützlage gebildete Fibrillenzüge“ erkennt. Betreffs meiner Auffassung derselben verweise ich auf den zweiten Teil dieser Arbeit, in der ich den feinsten Bau der hier beschriebenen und dort noch zu schildernden Gewebselemente als Hauptgegenstand der Untersuchung besonders hervorheben werde.

Unbestimmte Agalmide. Anhangsweise gebe ich noch kurz meine Beobachtungen über den Stammbau dieser Siphonophore wieder, der ein sehr einfacher, aber gerade deshalb sehr interessanter ist. Der Centralkanal bildet eine weite Röhre mit niedriger Umhüllung; die Stützlamelle bildet Septen von nur geringer Höhe. Das Ektodermepithel ist überall gleichartig beschaffen; man erkennt sowohl quer zum Stammverlauf als auch in die Tiefe ziehende Fortsätze, welche letztere in direktem Zusammenhang mit den Längsmuskeln stehen. Es ist dies hier ebenso leicht nachzuweisen, wie bei den Epithelmuskelzellen der Polypen z. B. Die Muskelbänder, wie die Stützlamelle, gleichen in der Beschaffenheit den von Forskalea beschriebenen, entsprechenden Bildungen durchaus.

*Apolemia uvaria* Esch. Die Übergangsstelle von Ektoderm in Entoderm an der Mundöffnung der Nährpolypen zeigt Verhältnisse im Bau, die von den im Entoderm der For-



skaleapolypen gefundenen nur wenig abweichen. Man bemerkt Epithelmuskelzellen, Drüsenzellen und Ganglienzellen wie dort; erstere besitzen eine dichtere Anordnung des Gerüsts und sind deshalb leichter zu isolieren; die Drüsenzellen lassen genau die gleiche, faserige Struktur, die gelb-bräunliche Färbung und nur eine geringe Anzahl von Körnern, wie die der Forskalea, erkennen; die Ganglienzellen endlich entsprechen völlig den von den Hydroiden sonst bekannten, nervösen Elementen. Fig. 53 stellt eine Muskelzelle mit drei Muskelfasern dar; letztere sind zart und rundlich und von Protoplasma eingehüllt, nur die basale Seite findet sich, wie wir schon bei Forskalea sahen, frei von Anhängseln, die zur festeren Vereinigung mit der Lamelle dienen könnten. Das Zellgerüst ist gleichmäßig engmaschig, der Kern groß mit großem Nucleolus. Eigentümlich erscheint die abgerundete periphere Fläche; während hier andere Muskelzellen mit einer deutlichen Cuticula versehen sind, auf der sich ein Wald von Wimpern erhebt, fehlt hier beides. Wir können uns diesen Mangel jedenfalls durch das Übergreifen des peripheren Zellteils samt der Cuticula an vielen anderen Zellen der gleichen Art erklären; es gelangt so eine echte Epithelzelle zufällig unter die vorspringenden oberen Partien anderer, sie wird scheinbar subepithelial; ihre Beziehung zur Muskulatur, wie die sonstige formale und strukturelle Ausbildung läßt jedoch den Gedanken, daß wir es hier mit einer anderen, abweichenden Zellart zu thun hätten, nicht aufkommen. — Neu zu den angeführten drei Elementen bemerken wir Nesselzellen, wie Fig. 55, und Sinneszellen, wie Fig. 54 sie darstellen. Bei ersteren erkennt man sehr gut das Übergehen der inneren Kapselwandung in den Anfangsteil des Schlauches; außerhalb der äußeren Wand ist noch eine Membran vorhanden, die oben über der Kapselöffnung einen kegelförmigen, abgeschnittenen Aufsatz bildet, von dessen Innenseite sich noch ein gleichmäßig dicker Fortsatz erhebt. Basal geht die Membran bis an den großen Kern, wo sie endet; sie ist jedenfalls ein Umwandlungsprodukt der sonst meist zu beobachtenden Protoplasmahülle. Der haarartige Fortsatz, der oben von ihr entspringt, ist wohl als Cnidocil zu deuten. — Die Sinneszellen (Fig. 54) sind außerordentlich schwächliche, nur in der Kerngegend spindelartig verdickte Elemente, die basal in zarte Ausläufer sich verlängern und mittels dieser, gleich den nervösen Fasern, sich auf den Muskeln verbreiten. Sie tragen mehrere zarte Wimpern, die durchaus denen der Muskelzellen entsprechen. Hierin einen Beweis gegen ihre

Funktion als Sinneszellen zu sehen, halte ich für unberechtigt; nur müssen wir sie als indifferente Sinneszellen, gewissermaßen als Ganglienzellen, die bis an die Oberfläche reichen, auffassen. Es kommt zu keiner Spezialisierung des Reizes, wie dies z. B. bei Anwesenheit von Sehstäbchen oder Riechborsten statthatt; sondern der Reiz wird nur in derselben Weise, wie von den umgebenden Epithelzellen empfangen, vermöge der formalen und strukturellen Ausbildung des Zellkörpers aber weit rascher fortgeleitet. Für die nervöse Natur sprechen ferner noch verwandte Zellen, die als Übergangselemente zu den Ganglienzellen gedeutet werden dürfen, da sie bei gleicher Körperform, wie die Sinneszellen, unter der Peripherie spitz auslaufend enden. Gleiche, in die Tiefe sinkende Gebilde beschreiben auch die Gebrüder HERTWIG (5) und CLAUS (4); auch ich habe in meiner Arbeit über Hydra (13) entsprechende Zellen konstatiert. Sehr auffallend ist in den Sinneszellen die Anwesenheit eines glänzenden, farblosen Kornes von unregelmäßigen Umrissen, das meist oberhalb des Kerns, diesem dicht anliegend, zu bemerken ist. Seine Bedeutung ist mir rätselhaft geblieben; KOROTNEFF (9) bemerkt aber dazu: „Die stark lichtbrechenden Körper in Tastzellen dienen wahrscheinlich als Lichtbrechungsmedien, um die Empfindung der Tastzellen zu verstärken.“ Vielleicht ist die Verbreitung dieser Einlagerungen eine allgemeinere, denn Herr Dr. BÜRGER, mit dem ich in Neapel zusammenarbeitete, machte mich darauf aufmerksam, daß er bei Nemertinen ganz Ähnliches beobachtet habe.

Die Tasterspitze unterscheidet sich fast gar nicht von der der Polypen. In den Drüsenzellen nimmt man hier eine große Menge von Sekretkörnern wahr; die Struktur ist sonst ganz dieselbe, wie die der oben beschriebenen Zellen. Außer der plumpen Nesselzellart findet sich noch eine zweite, weit kleinere (Fig. 56), die einen zarten, gleichmäßig dicken, vielleicht muskulösen Stiel besitzt. Dieser beginnt an der Kapselwandung, zieht am Kern entlang, zeigt dann auf eine längere Strecke fast gar keine Protoplasmabegleitung und endet unten in einer dreieckigen Platte, die von zarten Fasern der Länge nach durchzogen wird. Vielleicht hat sich der homogene, glänzende Stiel in diese aufgelöst und haftet mittels derselben der Stützlamelle an. In die Muskeln der Epithelzellen biegt er sicher nicht um, wie CHUN (2) will. — Einen Zusammenhang von Ganglienzellfortsätzen mit an-

deren Elementen des Epithels, den CHUN (2) beobachtete, konnte ich nicht konstatieren, will ihn indessen nicht im geringsten bestreiten.

Das Studium der Pneumatophore der Apolemia ist ein hochinteressantes, denn es macht uns mit einer abweichenden Ausbildung der ektodermalen Epithelzellen bekannt. Wie am Stamm der Forskalea erscheinen dieselben quer zur Längsachse des Organs lang ausgezogen und bedingen so die Ringelung der Luftblase, die sich in die des Stammes fortsetzt. Man erkennt einen oberflächlich gelegenen, schmalen, scharf begrenzten Zelleib, der in der Mitte der Längserstreckung den ovalen Kern enthält und sich der Tiefe zu in eine weniger scharf umrissene Protoplasma-lage fortsetzt (Fig. 57). An der Basis dieser finden sich zarte, gleichmäßig dicke, homogene Fasern in größerer Anzahl; sie ziehen sämtlich parallel der Längserstreckung der Zelle. Der Beschaffenheit, wie der Lage an der Zellbasis nach, müssen wir in diesen Gebilden Muskelfasern erkennen, die also eine quere Muskelschicht im Ektoderm vorstellen würden. Ist nun der Nachweis einer solchen im Ektoderm überhaupt überraschend, so muß er dies um so mehr sein, da das Ektoderm auch eine stark entwickelte Längsmuskulatur besitzt, die sich vom Stamm auf die Pneumatophore fortsetzt. Letztere stellt insofern auch die normalerweise ausgebildete dar, indem die in großer Menge vorhandenen Ganglienzellen auf ihr dahinziehen, während umgekehrt die quere Muskelschicht auf jenen sich vorfindet. Es kann sich also nur um eine sekundäre Entwicklung letzterer handeln, die vielleicht mit dem Mangel querziehender Muskeln im Entoderm in ein kausales Verhältnis zu bringen ist. — Eigentümliche Bilder gewähren die Kerne sämtlicher Elemente der Pneumatophore und des Stammes überhaupt. Man nimmt nicht, wie sonst, ein meist gleichmäßig verteiltes Maschenwerk mit Chromatinkörnern und einem Nucleolus wahr, sondern bemerkt in der durchgehend gefärbten Kernmasse (Fig. 57) nur wenige, große Maschen des Gerüsts und das Chromatin in großen, wechselnd geformten Brocken in diesen verteilt. Was die Ursache dieser ganz allgemein auftretenden Struktur ist, ließ sich nicht ermitteln. — Über die Anwesenheit einer großen Menge von Ganglienzellen ist von CHUN (2) und KOROTNEFF (9) schon berichtet worden; ich gebe in Fig. 58 ein Übersichtsbild ihrer Lagebeziehungen zu einander, wie zu den queren Muskelfasern.

Das Ektoderm der Luftflasche ist eine sehr flache Protoplasma-  
lage (Fig. 60), in der große, lichte Kerne eingebettet sind.  
Sie erscheint sehr deutlich quer gefasert; indessen diese parallel  
und gestreckt ziehenden Fibrillen sind so zarter Natur, daß sie  
nicht als Muskelfäden gedeutet werden können. Eine chitinige  
Luftflasche wird, wie bekannt, von diesem Epithel nicht abge-  
schieden.

Im entgegengesetzten Sinne verlaufend erscheint in den bei-  
den Schichten des Entoderms, welche die Fortsetzung des Stamm-  
centralkanals auskleiden, ebenfalls eine deutliche Faserung des  
Protoplasmas der einzelnen Zellen ausgebildet, die jedoch auch zu  
zart ist, um als Muskulatur gelten zu können. Die Fasern ziehen  
parallel der Längsachse der Zellen und der Pneumatophore, wie es  
in Fig. 59 zu erkennen ist. Die Kerne sind lang gestreckt und  
sehr groß; im Protoplasma finden sich eine Menge kleiner Körner,  
welche durchaus an die in den Epithelmuskelzellen des Polypen-  
entoderms der *Forskalea contorta* beobachteten erinnern. Die  
Lage der Körner im Entoderm muß die Frage anregen, ob wir  
sie nicht in Beziehung zu den Ernährungsvorgängen zu bringen  
haben. Ganz ähnliche Gebilde finden sich aber auch in Ekto-  
derm- und Mesodermzellen bei Anthozoen, wie im zweiten Teil  
der Arbeit berichtet werden wird.

Selten bemerkt man wohl Faserungen in den Stützlamellen  
so deutlich ausgeprägt, als hier in der Pneumatophore. Betrach-  
ten wir die Lamelle der Luftflasche von der ektodermalen Seite,  
so sehen wir Fasern feinsten Art in parallelem Verlauf entspre-  
chend den Fibrillen des Protoplasmaüberzuges dahinziehen. Von  
der entodermalen Seite jedoch gesehen treten Fasern hervor,  
die zu den geschilderten unter rechtem Winkel verlaufen; es  
sind also zwei sich kreuzende Fasersysteme in der Lamelle ent-  
wickelt, die in Fig. 60 an der Stelle, wo das Protoplasma von  
der Unterlage entfernt ist, sichtbar werden. Als Faltungen oder  
Runzelungen der Lamelle sind diese zarten Züge sicher nicht an-  
zusehen; dem widerspricht vor allem das Vorhandensein zweier  
verschieden laufender Systeme; ich bin vielmehr der Ansicht, daß,  
da die Lamellen Abscheidungsprodukte der Epithelien sind, diese  
auch einen Teil ihrer Gerüstmasse in jene eingesenkt haben, wel-  
cher sich dann in der geschilderten Weise anordnet.

Am Stamm der *Apolemia* begegneten wir ganz ähnlich ge-  
formten Elementen, wie bei *Forskalea*, nur sind die Größen-  
verhältnisse hier bedeutendere. Vor allem die centripetalen Fort-

sätze der Epithelmuskelzellen erreichen Dimensionen, die in Erstaunen setzen. Peripher finden sich die gleichen, quer zur Stammachse verlaufenden Verlängerungen der Zellkörper, wie bei Forskalea; sie sind entweder ungeteilt oder spalten sich wie dort in der mannigfachsten Weise. Andere Zellen lassen sie wieder fast ganz vermissen. Fig. 61 stellt einen Haufen von Epithelzellen dar, deren eine nach oben, und eine nach unten umgeschlagen sind. Von peripheren Ausläufern sieht man hier wenig; nur die nach unten herübergebogene Zelle zeigt 3 solche, die durch ihre schwächliche Form das Ganze als Ganglienzelle erscheinen lassen. Zuerst glaubte ich auch dies Element als ein nervöses deuten zu müssen, und brachte es in Beziehung zu den 2 Wimpern, die auf der Peripherielinie des Zellhaufens zu gewahren sind. Es stellte sich aber heraus, daß diese Wimpern gar nicht dem dort verlaufenden Fortsatz erwähnter Zelle, sondern einer daneben liegenden angehören, und daß ferner der Fortsatz dort gar nicht endet, sondern peripher weiter zieht, daß überhaupt die ganze Zelle als peripher gelagert zu denken ist. Wir sehen in ihr also wieder ein solch absonderliches Gebilde, wie wir sie bei Forskalea schon konstatierten; von Bedeutung ist es aber, daß, wie es mir bestimmt nachzuweisen gelang, viele derselben hier bei Apolemia eine durchaus subepitheliale Lagerung einnehmen. Eine derartige Zelle ist in Fig. 62 wiedergegeben; so wenig scharf und regelmäßig auch deren Begrenzungslinien verlaufen, so ist doch in der Ausbildung der Ausläufer und deren Verteilung nach den verschiedensten Richtungen hin eine große Übereinstimmung mit den Ganglienzellen der Hydroiden gegeben. Da außerdem ein Centralsystem, wie bei Forskalea, und andere Elemente, die eher als nervöse zu deuten wären, völlig mangeln, so scheint mir doch die Auffassung jener als wirkliche Ganglienzellen nicht unberechtigt, denn wir dürfen wohl kaum annehmen, daß der Apolemia-stamm trotz der weniger geschwinden Reizübertragung, als bei Forskalea, ganz der nervösen Zellen entbehren sollte. Schwerwiegend dagegen spricht allerdings, daß zwischen den als Ganglienzellen anzusprechenden Gebilden und den gewöhnlichen Epithelzellen ein scharfer Unterschied nicht zu machen ist; es finden sich Zwischenformen der mannigfaltigsten Art, die indessen vielleicht auch als Übergangsglieder der letzteren Zellart in die erstere betrachtet werden könnten.

Höchst seltsam ist die strukturelle Ausbildung vieler, wohl der meisten Epithelzellen, die wohl ohne Analogon dasteht. Wie wir

bei den entsprechenden Zellen der Pneumatophore zweierlei Muskelbildungen zum Epithel in Beziehung bringen mußten, so auch hier; die neben den Längsbändern vorkommenden kontraktile Elemente sind aber völlig anders angeordnet und ausgebildet als die der Pneumatophore. Es war mir sogleich bei Beginn meiner Untersuchungen am Apolemiastamm aufgefallen, daß sich eine Menge rundlicher, kernloser Gebilde vorfinden, die ein sehr homogenes Aussehen zeigten. Da beobachtete ich die in Fig. 62 gezeichneten Zellen und wurde hierdurch rasch über den fraglichen Punkt aufgeklärt. Die dichten, rundlichen Klumpen, die sich isoliert umhertrieben, stellten sich als stark kontrahierte Fibrillenzüge heraus, die im Protoplasma der Epithelzellen dahinziehen, durch die plötzliche, übermäßige Verkürzung aber nach außen gelangten, sich losrissen. Ein Fibrillenzug, deren es in vielen Zellen mehrere giebt, besteht, wie Fig. 62 lehrt, aus einer großen Anzahl dicht aneinander gelagerter, sehr zarter, gestreckter Fasern, zwischen denen eine sich licht-rosa färbende Bindemasse wahrnehmbar ist, welche zumeist die deutliche Abhebung jener vom umgebenden Protoplasma bewirkt. Denn auch dies zeigt zarte, längs — also parallel — zur Zell- oder Fortsatzachse ziehende Fasern, die hier aber von gleich zarten, geschlängelt verlaufenden, anderen Fäden des Gerüsts durchflochten werden und jedenfalls als ebensolche, aber gestreckte, Gerüstlinien anzusehen sind. Aus Fig. 62 können wir weiterhin das Zustandekommen der beschriebenen Klumpen erschließen; wir sehen Fibrillenzüge, die eine Verkürzung nicht bemerken lassen; dann solche, die noch normalerweise im Protoplasma liegen, aber schon sichtlich verkürzt sind, und endlich die dichten Knäuel mit umgebendem, fortgerissenen Protoplasma.

Diese Muskelbildungen sind nicht allein auf die centripetalen Ausläufer und den Zellkörper beschränkt, sondern sind auch in den peripheren Fortsätzen anzutreffen, so daß allerdings eine Art quere Muskulatur, wie bei den Zellen der Pneumatophore, zustande kommt. Charakteristisch für die Fibrillenzüge ist die Deutlichkeit, mit der man in ihnen die einzelnen kontraktile, feinsten Fasern erkennt, und die intraprotoplasmatische Lage. Wo sie mit der Außenwelt in Berührung scheinen, ist sicher die vorhanden gewesene Protoplasmahülle durch mechanische Eingriffe entfernt worden.

Im übrigen ist vom Stamm der Apolemia nichts Besonderes weiter anzuführen. Sowohl die starken Längsmuskeln, wie die Stützlamelle zeigen Verhältnisse, die vollständig den bei Forskalea



geschilderten gleichen; nur ist der Zusammenhang der Muskeln mit der Lamelle hier ein sehr zäher, so daß die Isolation ersterer nicht leicht gelingt.

Nach KOROTNEFF (9) sind die Epithelzellen echte Neuromuskelzellen in gleich subepithelialer Lagerung, wie bei *Forskalea*. Von den inneren Muskelbildungen erwähnt er nichts, dagegen beschreibt er auch hier den Zusammenhang von Epithelzellen und Längsmuskeln. In der dorsalen Medianlinie fehlen die Riesenzellen, dagegen tritt hier eine Längsvertiefung auf, die von größeren Epithelzellen umkleidet ist und vielleicht ein Homologon der Nervenrinne der Gliedertiere vorstellt (?). Auf diese Zellen stützt sich KOROTNEFF bei seiner phylogenetischen Ableitung der Riesenzellen. Die Ausbildung der großen Zellkörperdimensionen erklärt er durch mechanische Prinzipien. Die langen basalen Fortsätze der konischen Zellen werden eingezogen und bilden schließlich nur noch die kurzen, pseudopodienartigen Ausläufer, die er von *Forskalea* beschreibt. Durch Abschluß der Rinne geraten die Neuromuskelzellen (die doch nach ihm schon in der Tiefe lagen) in die Tiefe, wo sie das Centralnervensystem darstellen. Ich gehe hier auch auf die Befunde KOROTNEFF's an anderen Siphonophoren der Vollständigkeit wegen ein, da sonst manche seiner Folgerungen nicht genügend beurteilt werden können. Bei *Halistemma rubrum* fand er gleichfalls subepitheliale, conische Zellen mit einem oder mehreren basalen Ausläufern, die an die Muskelsepten treten und stark lichtbrechend erscheinen. (Vielleicht finden sich hier ähnliche muskulöse Bildungen, wie in den entsprechenden Zellen der *Apolesia*; KOROTNEFF kommt aber zu dem Schluß, daß sie nicht als muskulös zu bezeichnen sind, es würde dies ja auch die Deutung der Zelle als Neuromuskelzelle nicht gestatten.) Von *Forskalea ophiura* werden neben den Neuromuskelzellen auch Tastzellen beschrieben, die lateral, der ventralen Seite genähert, sich vorfinden sollen. Die Bezeichnung: Tastzelle, erhalten die hier gelegenen Elemente, weil sie ein Tasthaar tragen — sollen! Was man an der gezeichneten Zelle am peripheren Ende wahrnimmt, ist aber kein Haar, sondern ein mechanisch stark beeinflusstes Zellende, das für gar nichts beweisend ist. Ich habe in der angegebenen Gegend auch durchaus keine anders beschaffnen Elemente, als weiter nach der dorsalen Fläche zu, gefunden. KOROTNEFF giebt von diesen Tastzellen ebenfalls an, daß sie mit den Längsmuskeln in Zusammenhang stehen. *Physophora* enthält einfache Neuromuskelzellen und kolbenförmige Tastzellen, welch

letztere die gleichen basalen Fortsätze besitzen, wie jene, peripher sich aber dünner ausziehen und feine Wimpern tragen. Bei einer jungen Halistemma wird auf die Ausbildung der Neuromuskelzellen und des Gehirns ontogenetisches Licht geworfen. Die Zellen über den Muskelsepten sind flach, die zwischen jenen konisch verlängert; letztere sinken in die Tiefe und werden die Neuromuskelzellen (!). Ebenso entsteht das Gehirn, vielleicht aber auch durch Vermehrung der bedeckenden Epithelmuskelzellen (ein Sinken in die Tiefe muß doch aber auch erfolgen!). „Auf diese Weise haben wir auf ontogenetischem Wege Prinzipien gewonnen, die wir nun auch phylogenetisch stützen können.“ Bei *Praya diphyes* giebt es nur gleichartige Epithelmuskelzellen, die keine basalen Ausläufer entwickeln, unten aber ein gemeinschaftliches Plasmanetz um die Muskelfibrillen haben. Bei *Praya maxima* treten jene auf und bei *Apolemia* entsteht die Nervenrinne, die sich bei Halistemma und *Forskalea* dann geschlossen hat. Bei *Rhizophysa* fehlt das Gehirn, doch finden sich hier zwischen den Muskelsepten in der Tiefe liegende Zellen, die durch Teilung von den Epithelzellen sich entwickeln und in unmittelbarer Beziehung zu den Muskelfasern stehen. Es sind Neuromuskelzellen, „deren morphologische Nervenatur vor ihrer Bedeutung als Muskeln zurücktritt“ (!). „Obschon die Entstehung dieser Zellen sich an die bei Halistemma anschließt, so sind doch jene mehr mesoblastischen, diese nervösen Elementen homolog.“ (Erstere werden aber doch über der Lamelle liegend gezeichnet!) Auch *Physophora* hat in der Tiefe liegende Zellen = Mesodermzellen, die denen von *Rhizophysa* entsprechen (KOROTNEFF zeichnet sie nicht). Weiter wird ausgeführt, daß *Physophora* in der Beschaffenheit des Epithels mit *Apolemia* übereinstimme, letzteres nur primitiver sei; denn „bei *Physophora* sehen wir erstens ein Mesoderm ausgebildet (!), und zweitens haben die äußeren Ektodermzellen eine spezifische Form bekommen: in beiden Fällen müssen wir die äußeren Ektodermzellen als Neuromuskelzellen ansehen und zwar sind die kolbigen mehr sensibel.“ — Es hält schwer, in diesen Angaben den von KOROTNEFF hineingelegten Sinn zu finden. Während also bei *Apolemia* und *Forskalea* die „Neuromuskelzellen“ von einem flachen Epithel (das mit den Längsmuskeln nichts zu thun hat — in Wirklichkeit fehlt es ja ganz! —) überdeckt sind, werden die Elemente des letzteren bei *Physophora* ebenfalls zu solchen, nur sind sie nicht so sensibel wie die kolbigen! Die sie darstellende Figur (Fig. 14, Taf. 14) zeigt ein Element, ganz entsprechend denen, wie ich sie zeichne;

oben 2 periphere und unten 1 centripetaler Fortsatz; eine ganz gleiche Zelle wird auch für Forskalea mit abgebildet, im Text jedoch keine Rücksicht darauf genommen, denn das würde ja nicht zu den Neuromuskelzellen passen. Meiner Ansicht nach geht aus alledem hervor, daß KOROTNEFF in den Folgerungen, die er auf Einzelbefunde auch völlig ungenügender Art begründete — man sehe die Tastzelle von Forskalea, Fig. 27, Taf. 15 — vielfach sich irrte, und daß, wenn auch manches trotz der mangelhaften Begründung richtig erscheint, eine viel umfangreichere und sicherere Beobachtungsbasis dafür gewonnen werden muß. Auch ich nehme an, daß die Riesenzellen von Epithelmuskelzellen abzuleiten sind — wie ja bei *Apolemia* die Umbildung von letzteren in Ganglienzellen mir sehr wahrscheinlich erscheint —; ob aber eine Phylogenie der Species sich auf die hierfür sprechenden Erscheinungen bauen läßt — von *Praya diphyes* über *Pr. maxima* zu *Apolemia*, *Rhizophysa*, *Physophora* und schließlich zu *Halistemma* und *Forskalea* —, erscheint mir stark zweifelhaft. Die einzelnen Elemente der Gewebe und diese selbst variieren bei den Siphonophoren so sehr, daß es durchaus nicht gestattet ist, rasche Schlüsse auf die Verwandtschaft der verschiedenen Erscheinungen untereinander zu machen. So kann das Forskaleagehirn (!) eine von der Nervenrinne (!) der *Apolemia* und den sogenannten mesodermalen Zellen der *Physophora* und den rein nervösen der *Rhizophysa* durchaus unabhängige Bildung sein; jedenfalls können hierüber aber nur ganz genaue und umfassende Untersuchungen entscheiden.

---

## Zweiter Teil.

---

### *Forskalea contorta* LEUCK.

Die quergestreiften Muskeln in der Subumbrella (Schwimm-sack) der Schwimmglocken stellen ziemlich breite, dünne Bänder vor, welche mit der Kante der Stützlamele aufsitzen. Man bemerkt in ihrem Verlaufe keine Kerne; ihre Bildnerinnen sind also die Epithelzellen. Es läßt sich aber weder feststellen, wie beider gegenseitiges Zahlenverhältnis ist, noch gelingt es, sie im Zusammenhang zu isolieren. Das Wesen der Querstreifung der Bänder zu ermitteln, ist nicht leicht; am besten geben abgesprengte Fasern oder spitz zulaufende Enden darüber Auskunft. An solchen (Fig. 1) nimmt man wahr, wie dickere Stellen der Fäden höchst regelmäßig mit dünneren abwechseln; das Ganze ist also von perlschnurartiger Beschaffenheit. Der Lichtkontrast, wie er sich aus der ungleichen Beleuchtung der verschieden dicken Abschnitte ergibt, läßt die Fasern und Bänder quergestreift erscheinen. Hebt oder senkt man den Tubus, so sieht man die vorher dunklen Querlinien (die gleichmäßig über die ganze Muskelschicht hinziehen) hell und umgekehrt die erst hellen dunkel. Auch an den breiten Bändern (Fig. 1) kommt die perlschnurartige Substanzverteilung zum Ausdruck, denn man sieht die Ränder entsprechend den Verdickungen deutlich ausgebuchtet. Es frug sich nun, ob diese eigentümliche formale Beschaffenheit Hand in Hand gehe, oder vielleicht beruhe auf einer Verschiedenheit der Substanz der einzelnen Abschnitte, oder ob dieselbe Substanz nur in verschiedener Ausbildung vorliege. In dem Verhalten zu Farbstoffen fand ich keinen Unterschied der dünnen und dickeren Stellen. Es läßt sich aber an abgesprengten Fasern sogar beobachten, wie beide

direkt ineinander übergehen, so daß der Muskel dann völlig einer glatten Faser gleicht. Da dies Verhalten indessen an entsprechenden Fäden der Subumbrella von Pelagia und Carmarina weit deutlicher zu konstatieren ist, so gehe ich erst dort näher darauf ein. Von den Bändern der Forskalea ist nur noch anzugeben, daß sie, quer zur Längserstreckung, im Bereich der substanzärmeren Abschnitte leicht zerreißen können; weiterhin, daß auch Zerfaserungen der Länge des Bandes nach oft zur Beobachtung gelangen. Besonders die Randpartien lösen sich leicht ab; sie unterscheiden sich von den mittleren Teilen durch etwas intensiveren Glanz und erscheinen substanzreicher als diese. Es gilt dies aber nicht überall, denn dort, wo die Fläche des Bandes eine schmalere wird (siehe die Fig. 1), sind Differenzen im optischen Verhalten nicht mehr wahrnehmbar.

Erwähnt werden die quergestreiften Muskeln von allen Autoren; über die spezifische Struktur der Bänder finde ich jedoch, auch bei den neueren (CLAUS, 8, KOROTNEFF, 19), nichts im Sinne der von mir gegebenen Erklärung gesagt. Sehr in Erstaunen setzte mich aber der CLAUS'sche Satz, der allerdings für *Halistemma tergestinum* gilt: „Bei genauerer Untersuchung aber zeigt es sich, daß sie (die Bänder) aus kürzeren ineinander verflochtenen Spindelfasern bestehen.“ Vielleicht liegt die Ursache zu dieser Angabe in der zuletzt von mir geschilderten verschiedenartigen Beschaffenheit der Bänder in der Längserstreckung. Von einer Durchflechtung kürzerer Spindelfasern kann aber, meiner Ansicht nach, nicht die Rede sein.

In der Gallerte der Schwimmglocken lassen sich keine strukturierten Elemente nachweisen. Nur auf der Oberfläche konnte ich unter dem außerordentlich flachen Plattenepithel öfters eine sehr zarte Streifung wahrnehmen, die jedenfalls der Ausdruck einer sehr dünnen, faserigen Stützlamelle ist, welche die homogene Gallerte abschließt. In gleicher Weise erscheint auch das Epithel stellenweis gefasert (es entspricht dies ganz den Verhältnissen von Epithel und Lamelle im Ektoderm und Entoderm der Luftflasche der *Apolemia-Pneumatophore*); beide Fasersysteme sind meist sicher, aber schwierig zu unterscheiden; hin und wieder jedoch ist eine Auseinanderhaltung ganz unmöglich. Es scheint alsdann das Epithel völlig verschwunden oder, wie es weit klarer bei *Apolemia* zu konstatieren war, in die Lamelle einbezogen zu sein. Hier nimmt man unmittelbar wahr, wie die Epithelfasern direkt in die der Lamelle übergehen; das Epithel fehlt dann streckenweis

völlig und entwickelt sich allmählich wieder, indem es sich von der Unterlage abhebt. Es läßt sich schon daraus mit großer Wahrscheinlichkeit folgern, daß die Lamellenfasern überhaupt vom Epithel geliefert werden, also als im Protoplasma präformierte aufzufassen sind. Siehe hierzu vor allem bei Carmarina.

### *Velella spirans* Esch.

Figur 2 giebt ein Bild von der Anordnung der Gewebe in der Gegend des Scheibenrandes. Das obere Ektoderm-epithel ist gelockert (durch die Mazeration); es besteht aus bald flacheren, bald gestreckteren pigmenthaltigen Zellen, welche Fortsätze in die Gallerte senden und mittels dieser in Beziehung zum Entoderm treten. Dieses stellt sich als ein kompliziertes Netzwerk sich verästelnder Röhren dar, welche in den verschiedensten Richtungen in der Gallerte hinziehen und, dem Ektoderm zu, feine Ausläufer aussenden. Eine Stützlamelle ließ sich zwischen Gallerte und oberem Ektoderm nicht konstatieren; sie ist vielleicht zwischen jener und dem unteren Ektoderm vorhanden, da hier die Zellen glatte Muskelfasern besitzen. Ganglienzellen sind in beiden Epithelien in großer Menge anzutreffen; sie geben sehr deutliche Bilder ihrer Struktur. Ich werde diese so genau als möglich schildern und hierbei auch auf die strukturellen Verhältnisse anderer, im ersten Teil dieser Arbeit schon erwähnter nervöser Zellen näher eingehen.

Es fällt sofort auf, daß in den Ganglienzellfortsätzen (Fig. 3, 4 u. 5) nur Fasern sich finden, die im großen ganzen parallel zu den Umrissen jener verlaufen. Von einer maschenartigen Anordnung gewundener Fäden, wie sie im Gerüst indifferenter Zellen nachweisbar ist, zeigt sich nicht das Geringste; nur hie und da (Fig. 4) ist der Verlauf der Linen mehr geschlängelt als im allgemeinen (Fig. 3). Gehen dünnere Ausläufer von den stärkeren ab, so biegt ein Teil der Fibrillen in diese ein, und zwar von beiden Seiten her, oder, besser gesagt: die in dem feineren Fortsatz enthaltenen Fäden strahlen nach rechts und links in den stärkeren aus. Am Centrum der Zelle, in der Gegend des Kerns, kommt es daher zu einem Austausch der Gerüstbalken aller, hier sich vereinigenden, Ausläufer untereinander; der Zellkörper wird also, bei Anwesenheit mehrerer Fortsätze (Fig. 3), in den verschiedensten Richtungen von Fibrillen durchsetzt; von einem Fort-



satz ziehen Linen zu jedem anderen. Bei Anwesenheit von nur 2 Ausläufern jedoch gleicht die Kerngegend jedem anderen Teil eines Fortsatzstranges; die Fäden desselben ziehen in der Richtung, die sie innehatten, am Kern vorüber und vereinigen sich dann wieder, wie erst. In den genannten Figuren habe ich dies nicht dargestellt, sondern die Protoplasmafasern im Umkreis des Kerns weggelassen, um dessen Struktur zeigen zu können. Diese ist im Gegensatz zu der so abweichenden des Protoplasmas völlig gleich jener, von den indifferenten Zellen geschilderten (wo sie mit der der ganzen Zelle übereinstimmt); das Kerngerüst ist also an den Strukturveränderungen, die zweifellos zur Bildung der beschriebenen Ganglienzellen führen, völlig unbeteiligt. Wenn jene in bestimmtem Verhältnis zur Funktion der nervösen Elemente stehen, so wahrt hingegen die Kernstruktur ihre Ausbildung, die, wie wir fanden, für die Thätigkeit der Chromatinkörner, also für die Ernährung der Zelle, vorteilhaft erschien.

Es zeigt sich aber noch mehr Auffallendes in der Protoplasmastruktur der Ganglienzellen. Außer sehr zarten Fibrillen, die wir als einfache Linen auffassen können, finden sich auch stärkere, wie besonders in Fig. 5. Die Zellen erhalten hierdurch ein Aussehen, welches von dem der nervösen Elemente der Medusen wesentlich abweicht; die kräftigeren Fäden sind meist auf die Mitte der Ausläufer beschränkt, treten aber sowohl in den dicken als selbst in sehr feinen auf. Da sie jedoch z. B. in dem Fortsatz, den Figur 4 darstellt, fast ganz mangeln, so ist zu bedenken, ob ihre Anwesenheit nicht eine anormale, durch Reagentienwirkung bedingte, ist. Ihre Genese dürfen wir uns jedenfalls derart erklären, daß Linen sich zu solch groben Balken vereinigen (wohl verkleben); wie wir sehen werden, kommen solche Verkittungen zu „Polylinen“ vielfach normalerweise im Protoplasma vor; immerhin könnte für diesen speziellen Fall ja auch die Einwirkung der Osmium-Essigsäure verantwortlich gemacht werden. Hierfür spricht auch eine vergleichende Betrachtung der Ausläufer in Fig. 4 und 3. In ersterer füllt die gleichmäßig zarte Gerüstsubstanz (wenigstens in dem dicken Fortsatz) den Ausläufer völlig aus, während in letzterer die Fasern fast ganz auf die mittleren Partien beschränkt erscheinen. Man nimmt deutlich die Grenze des Fortsatzes als zarte Linie, die vielleicht Ausdruck einer Membran ist, wahr; zwischen dieser und der Achse ist stellenweis keine Fibrille zu erkennen. Auch die höchst unregelmäßige Formbegrenzung der Figur 5, in welcher die Fortsätze hie und da sich zerfasern

und scharfe Konturen überhaupt mangeln, kann als Beweis der Anormalität angeführt werden.

Wesentlich abweichend von diesen Elementen sind die Ganglienzellen der *Forskalea* und *Apolemia* struiert. Ich bin im ersten Teil der Arbeit auf eine Strukturschilderung derselben nicht eingegangen, sondern habe sie mir für den zweiten Teil aufgespart, um den Stoff des Ganzen nicht zu sehr zu zerreißen und das Zusammengehörige (die Strukturschilderungen) der vergleichenden Lektüre im Zusammenhang darzubieten. Eine vollständige Verknüpfung der verschiedenen Beobachtungen über dieselben Elemente auch bei den übrigen hier zur Schilderung kommenden Coelenteraten verbot sich aber aus dem Grunde, daß auch noch einige organologische Befunde in diesem zweiten Teil der Arbeit zur Besprechung gelangen.

Die Ganglienzellen im Ektoderm der *Pneumatophore* von *Apolemia* sind außerordentlich regelmäßig geformt (Fig. 6). Die Fortsätze zeigen durchgehend scharfe Umrisse und eine sehr gleichmäßige Anordnung des Gerüsts, die allerdings von der bei *Velella* beschriebenen wesentlich verschieden ist. Man erkennt längsverlaufende, gestreckte Fasern und andere, beliebig gewundene, welche jene durchflechten, so daß sich ein dichtes Maschenwerk ergibt. An den Verzweigungspunkten der Ausläufer, wie auch in der Kerngegend, kommt es (ganz wie bei den Ganglienzellen der *Velella* und anderer Coelenteraten) zur Verteilung der Längslinien auf sämtliche Fortsätze der Zelle. (Auch hier habe ich das Protoplasmagerüst am Kern nicht dargestellt, um die gänzlich abweichende strukturelle Beschaffenheit desselben, die mit der aller *Apolemiakerne* harmoniert, wiedergeben zu können.) Hier ist auch die angegebene Gerüstanordnung am besten wahrzunehmen; an den Ausläufern selbst, vor allem den feineren, jedoch macht sich eine Modifikation bemerkbar, die für die schwächtigen Fortsätze der Ganglienzellen (und auch anderer) ganz allgemein gilt: es tritt eine Vereinigung der Linien untereinander ein, die bis zur Bildung völlig homogener Stränge führt. Die allerzartesten Ausläufer erscheinen deshalb stets ganz strukturlos; aber auch stärkere können eine homogene Beschaffenheit zum Ausdruck bringen, wenn, wie hier bei *Apolemia* (Fig. 6), die Linien sehr dicht zusammengedrängt sind. In diese kompakten Stränge (deren Entstehung aus den Befunden mit größter Sicherheit zu erschließen ist) gehen auch die gewunden verlaufenden Fibrillen, welche die gestreckten durchflechten, mit ein, wie aus der Figur zu ersehen

ist; in Gegensatz zu den bei *Velella* beschriebenen Polylinen, die wir „einfache“ nennen wollen, müssen wir die hier gefundenen als „zusammengesetzte“ bezeichnen. Wir werden solchen noch häufig in den folgenden Schilderungen begegnen.

Die Struktur der Riesenganglienzellen am Stamm der *Forskalea* ist der soeben von den nervösen Gebilden der *Apolemiapneumatophore* geschilderten im wesentlichen gleich. Die Figg. 7, 8 und 9 (wie auch die im ersten Teil der Arbeit gegebenen (Fig. 49, Taf. XI) zeigen ebenfalls parallel ziehende Längsfasern, die unter den verschiedenen Ausläufern ausgetauscht werden, und gewundene, welche jene durchflechten. Je nach der Form der Zellen sind aber die gestreckten Fasern in bestimmter Weise angeordnet. Liegt ein einkerniges Element vor (Figg. 8 u. 49 des ersten Teiles, Taf. XI), so sehen wir in diesem, den cylindrischen, kegel- oder keulenförmigen Umrissen desselben entsprechend, die Längsfasern parallel den Wandungen, von den Ausläufern her eintretend, nach oben ziehen und von hier aus auf der entgegengesetzten Seite nach abwärts verlaufen, wo sie dann sich wieder auf die Ausläufer verteilen. Die gleiche Gerüststruktur findet sich auch bei den keulenförmigen Ganglienzellen der *Carmarina hastata* (S. 430) vor; sie ist leicht verständlich aus der Lagerung des Kerns zur nervösen Faser. Liegt er in dieser eingebettet, so ist der Fibrillenverlauf in seiner Umgebung derselbe, wie überall (siehe Fig. 9); erhebt er sich aber über das Niveau der Faser, so folgen ihm die Linen seiner Umgebung und müssen deshalb auf der einen Seite, je nach dem Austritt aus einem Fortsatz, empor-, auf der anderen herabsteigen. Ob diese Faseranordnung und Zellausbildung Ausdruck einer gesteigerten nervösen Funktion ist, läßt sich natürlich nicht aus den morphologischen Befunden erschließen, indessen deutet die sehr wahrscheinliche Ableitung unipolarer Zellen (siehe *Carmarina*), wie sie in den motorischen Centren sich vorfinden, von solch keulen- (oder kolben-)förmigen Elementen darauf hin. — In den Syncytien ist von einer entsprechenden Struktur nichts wahrzunehmen. Wie Fig. 7 und 50 des ersten Teiles, Taf. XII, lehren, haben wir in ihnen nur verdickte Teile der Nervenfasern zu erkennen; wie hier, so ziehen auch dort die gestreckten Linen im angenommenen Verlauf durch die Anschwellungen hindurch, und es ergeben sich Abweichungen nur durch den Austausch der Gerüstsubstanz der verschiedenen Ausläufer. Die Kerne sind wiederum in ihrer Struktur völlig verschieden vom Protoplasma

ich habe in den Figuren jedoch die gestreckten Fasern des letzteren in ihrem Verlauf über das Kerngerüst hinweg dargestellt.

In einem Punkte unterscheiden sich die Ganglienzellen am Forskaleastamm von denen der Apolemiapneumatophore (wenigstens den Befunden am konservierten Material nach) wesentlich, und es erklärt sich hieraus auch, warum — vor allem in den dickeren Fortsätzen — es nicht zur Vereinigung der Linen, zur Bildung homogener Stränge (*Polylinum compositum*) kommt. Man bemerkt hie und da an Stellen, wo eine Faser abgerissen wurde oder wo eine Quetschung statthatte, tropfenförmige Gerüstpartien außerhalb der Zell- oder Fasergrenzen (siehe Fig. 9 und Fig. 49 des ersten Teiles, Taf. XI); ja, es lassen sich solche Tropfen auch isoliert nachweisen, und sie fielen mir in dieser Situation überhaupt zuerst auf. An keiner anderen Zelle, trotzdem daß solche, wie die Epithelzellen des Stammes, oft sehr protoplasma-reich sind, beobachtete ich Gleiches, und es muß deshalb angenommen werden, daß im Innern der Riesenzellen sich eine homogene Substanz vorfindet, die flüssiger ist, als die gewöhnliche Interfilarmasse. Analog zu den Verhältnissen bei höheren Tieren können wir sie vielleicht als Hyaloplasma bezeichnen. Sie ist es jedenfalls, welche, von der Osmiumsäure beeinflusst, den Riesenzellen einen dunkleren Farbenton verleiht, als er in der Umgebung sonst bemerkbar ist. Durch Druck wird sie ausgequetscht und reißt dabei Gerüst mit sich fort. Der Verlauf der Linen in den Tropfen ist ein stark bogenförmig gekrümmter; die Krümmungen ziehen ungefähr parallel der Tropfengrenzlinie und bilden ein ziemlich lockeres Maschenwerk. Von einer soliden Membran ist nichts wahrzunehmen. Je dünner die Ausläufer der Riesenzellen werden, desto kompakter erscheint auch ihre Beschaffenheit; an den feinen Endigungen zeigt sich kein Unterschied zu denen anderer Ganglienzellen; sie stellen, wie auf der Pneumatophore der Apolemia, homogene Polylinen dar. Ob in ihnen die flüssige Zwischenmasse fehlt, oder nur in anderer Form, vielleicht als soliderer Kitt der Linen auftritt, bleibt eine offene Frage. Betreffs Fig. 8 muß ich noch bemerken, daß der helle ovale Fleck in der Nachbarschaft des Kernes mir in seiner Bedeutung unverständlich geblieben ist. Er unterscheidet sich dadurch von der Umgebung, daß er nicht, wie diese, geschwärzt wurde, auch konnte ich nicht konstatieren, daß die gestreckten Linen ihn durchsetzen.

**Litteratur:** Die Beschreibungen, die von den Ganglienzellen der Scheibe der Velella vorliegen (CHUN, 7, berichtet am

ausführlichsten über dieselben, COHN u. BEYER, 4, schildern das Nervensystem von *Porpita*), beziehen sich nur auf Form, Lage und Verbindungsweise der nervösen Elemente. Ich vermag dazu nichts Neues beizufügen; es gelang mir selbst nicht, den Zusammenhang von Ganglienzellen und Epithelzellen, den CHUN konstatierte, zu beobachten, ohne daß ich ihn indes nur im geringsten bestreiten will. Interessant waren mir KOROTNEFF's Angaben (19) bezüglich der Struktur der Nervenzellen an der Blase von *Physophora*; sie lassen sich, wie mir scheint, mit den meinigen ganz gut in Einklang setzen. KOROTNEFF erkennt ein Bündel außerordentlich zarter Fibrillen = Achsencylinder, das von körnigem Protoplasma = Markscheide umgeben ist. Die Scheide ist oft spindelförmig aufgehäuft und fehlt in den Endverzweigungen ganz. Das körnige Protoplasma der Autoren entspricht nun, wie ich in meiner früheren Arbeit nachwies (24), dem von mir geschilderten Maschenwerk indifferenten Zellen (die Kreuzungspunkte der Linen erscheinen als Körner); es ist also der Achsencylinder von gewundenen Fasern umspinnen. KOROTNEFF hat demnach übersehen, daß die gestreckten Längsfasern von den letzteren auch durchflochten werden. Wird der Faden dünner, so verliert sich die Markscheide, d. h. gestreckte, wie gewundene Fasern vereinigen sich zu einem homogenen Strang; ein Verschwinden der Scheide (der durchflechtenden Linen) findet also nicht statt. Daß sie indessen ganz fehlen kann, beweisen die Ganglienzellen der *Velellascheibe* (bei *Carmarina* werden wir Entsprechendes bemerken); die Anwesenheit gewundener Linen, welche die längsverlaufenden durchflechten und umspinnen, ist also kein allgemeingiltiges Characteristicum der nervösen Elemente der Coelenteraten.

Die Struktur der Epithelzellen des oberen Ektoderms am Scheibenrand der *Veella* giebt Fig. 10 wieder. Peripher ist das Maschenwerk ein indifferentes (diese Bezeichnung werde ich künftighin für das Gerüst der Kürze wegen anwenden, wenn es dem in indifferenten Zellen beobachteten in der Ausbildung entspricht; dort ist der Verlauf aller Linen ein wechselnder, diese also nicht zum Teil oder insgesamt einer speziell begünstigten Funktion [Kontraktion, Stützleistung] angepaßt); hier befindet sich auch der Kern. Den Fortsätzen zu und in diesen selbst bemerkt man jedoch längsverlaufende, gestreckte Fasern in das indifferente Maschenwerk eingelagert. Je schwächer die Fortsätze, desto deutlicher prägt sich diese Gerüstanordnung aus; außerdem zeigen sich auch gröbere Balken, in gleicher Richtung wie die gestreckten

Linen ziehend. Die feinsten Ausläufer erscheinen homogen, gleich denen der oben beschriebenen Ganglienzellen. Auch die basalen Fortsätze der Zellen des unteren Ektoderms sind derart beschaffen; das Gerüst des Zellkörpers entbehrt dagegen hier der gestreckten Linen, was in der Niedrigkeit der Zellen seine Erklärung findet. Die Cuticula ist eine dicke Membran im Sinne der von mir früher (24) geschilderten. Sie stellt kein reines Abscheidungsprodukt der Zelle dar, sondern enthält außer einer homogenen Substanz auch Fibrillen; es handelt sich also zweifellos um eine Verkittung letzterer, welche die Linen in ihren Bewegungsleistungen behindert und durch diese Fixierung eine scharfe, dauernde Abgrenzung der Zelle gegen die Umgebung bewirkt. Die blauen Pigmentklumpen der Fig. 10 enthalten gleichfalls Gerüst und entsprechen demnach in ihrer Ausbildung völlig den Chromatinklumpen, wie ich sie an anderer Stelle schilderte (24). Die Pigmentmasse, die vielleicht wie die sich färbende Substanz der Chromatinkörner an bestimmte Bildner (granula, plastidule) gebunden ist, erfüllt die Maschen des Gerüsts, zu einem einheitlichen Ganzen vereinigt, und fixiert Linen, indem sie dieselben in ihrem Bereiche an der Kontraktion hindert.

Eine Frage von großer Bedeutung für die Auffassung der Zellstrukturen ist die nach der Beschaffenheit und Bildung der derberen Stränge, wie sie in den geschilderten Epithelzellen, aber sonst auch so häufig bemerkbar sind. Ich werde an den gleich zur Beschreibung gelangenden Zellen den, wie ich glaube, zwingenden Beweis führen, daß wir unter den gröberen Balken nichts als Vereinigungen von Linen zu verstehen haben. Hierdurch wird eine neue Stütze für die Ansicht gewonnen, welche alle so mannigfaltigen Strukturen der Zelle auf einige wenige Faktoren zurückführt und welche vor allem in den aktiven und passiven Arbeitsleistungen des Linons die Ursache so verschiedener und komplizierter Verhältnisse erkennt.

An den abgeplatteten (durch die Kontraktion des Stammes) Zellkörpern und dünnen Ausläufern der Epithelzellen des Forskalea- und Apolemiastammes läßt sich die Struktur des Protoplasmas und ganz besonders das Verhältnis der Polylinen zu dem Linar-maschenwerk vortrefflich studieren. Betrachten wir zuerst Figur 44 der Forskalea. Die Zelle ist in der Querrichtung des Stammes stark abgeplattet (sie ist rechtwinklig zu dieser Lage gesehen dargestellt); dies fällt besonders am Kern auf, der nach unten zu



viel lichter, da viel dünner, erscheint und dessen Konturen gegen das Protoplasma nur schwierig zu bestimmen waren. Die Gerüst-anordnung des letzteren ist im verjüngten Zellteil eine ausgesprochen parallelfasrige (auch für die 3 basalen Ausläufer ist dies sofort bemerkbar); die gestreckten Fibrillen sind alle sehr zart, und kompaktere Bildungen zeigen sich erst an den Enden der Fortsätze, wo jedoch die Vereinigung von Linen zu den dickeren, homogenen Enden nicht deutlich hervortritt. Anders aber an den peripheren Ausläufern gleicher Epithelzellen. Hier finden sich unter den längsverlaufenden Linen (man kann sie in den schwächtigen Protoplasmanengen mit größter Schärfe konstatieren und verfolgen) auch Polylinen von verschiedner Stärke, welche in den zarten Fortsätzen am dicksten sind und diese schließlich überhaupt nur repräsentieren (Figg. 13 u. 14). Im Gerüst herrscht der Längsverlauf der Fasern vor, doch fehlt es auch nicht an indifferent, d. h. gewunden und nach beliebigen Richtungen ziehenden Fäden. An der Spaltungsstelle des Zellausläufers, welchen Fig. 14 wiedergibt und der in größerem Maßstab als Fig. 13 gezeichnet ist, läßt sich nun die Bildung eines Polylinons sehr schön beobachten. Durch Zutritt einfacher Linen gewinnt der erst zarte Balken an Dicke und erreicht so den Durchmesser des Ausläufers, welcher in seinem weiteren Verlauf von ihm dargestellt wird. Am (jedenfalls künstlich erzeugten) Ende löst sich der untere Fortsatz in seine Bildner wieder auf (wofür wir sicherlich den Reagentieneinfluß verantwortlich zu machen haben) und man gewinnt eine deutliche Vorstellung, welche eine Menge von Linen in einem Polylinon vereinigt sein können, zu welchem sie mittels irgend einer Bindemasse verklebten. Es unterliegt für mich keinem Zweifel, daß, ebenso wie in Membranen, derartige anscheinend solide Gebilde durch Verkittung und nicht durch Verschmelzung entstehen; dafür spricht erstens das Auftreten von Varikositäten an kompakten Ausläufern, welche aufgelockerte Abschnitte letzterer sind (siehe hierüber S. 431), zweitens der Nachweis deutlicher Struktur in konservierten Ausläufern, die am lebenden Objekt homogen erschienen und häufig auch in homogenen, konservierten Fortsätzen bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen (Nachweis zarter Streifungen), und drittens das Vorübergehende der Polylinarbildungen in den wechselnden Ausläufern bewegungsfähiger Gallertzellen (Ctenophoren), welche letztere im Zellkörper die dickeren Balken vermissen lassen, während diese hingegen in den Fortsätzen, die bald ausgesendet, bald eingezogen werden, auftreten.

Wie Fig. 14, so zeigt vor allem auch Fig. 15 sehr gut, daß durch (jedenfalls übermäßigen) Einfluß der Reagentien die sonst homogen erscheinenden Fortsätze (die also sich als Polylinen repräsentieren) in ihre letzten, fädigen Bestandteile aufgelockert werden können, und es läßt sich nirgends besser, als an solch anormalen Verhältnissen, die feinste Struktur der fraglichen Objekte studieren. Die Fibrillen dieses, in Fig. 15 dargestellten, centripetalen Ausläufers geben in ihrem Verlauf ein nur sehr undeutliches Bild der Umrisse des letzteren; um so klarer beweisen sie aber eine Struktur desselben im oben geschilderten Sinne und die aus weniger drastischen Bildern erschlossene Beschaffenheit der Linen selbst. Wir vermögen diese, so überaus zarten, Fäden als ganz gleichartig ausgebildete Fasern in ihrem oft völlig isolierten Verlaufe zwar schwierig, doch mit Sicherheit, auf größere Strecken zu verfolgen (wie wir dies ja auch bei Wimpern, vor allem den Bildnern der Ruderplättchen der Ctenophoren, die als Linen aufzufassen sind, vermögen), und wir konstatieren sehr gut die Vereinigung zweier, dreier oder mehrerer zu dickeren Balken, zu den einfachen Vielfäden. Ganz Entsprechendes lehrt auch Fig. 13; wir dürfen deshalb, wie ich unbedenklich thue, aus der Beobachtung dieser Bilder einen sicheren Schluß auf die Entstehung der so häufig im Protoplasma nachweisbaren gröberen Fadenbildungen ziehen und diesen folgendermaßen formulieren: Die derberen Gerüstpartien des Maschenwerkes im Protoplasma entstehen wie die Membranen durch Verkittung von präformierten Linen; sie sind Abscheidungen der Grundmasse nur in dem Sinne, als der Kitt, welcher die Linen zu ihnen verbindet, jedenfalls aus jener her stammt (wo er vielleicht von ebenfalls präformierten granula abgeschieden wird). Der Kitt selbst kann, wie wir sehen werden, ein außerordentlich verschiedenartiger sein; aber selbst in starren Bildungen, wie in Skeletnadeln (siehe bei *Alcyonium*), sind immer die Linen als formgebende Elemente der vorliegenden Bildungen aufzufassen.

Gleichen Verhältnissen, wie den soeben von *Forskalea* geschilderten, begegnen wir am Stammepithel vom *Apolemia*. Ich werde deshalb die Beschreibung der hier vorliegenden Strukturen auf die einiger neu hinzutretender Momente beschränken. In Fig. 16 ist eine Epithelzelle dargestellt, deren Körper an einer Stelle (rechts unten) ganz außerordentlich abgeplattet ist, in noch stärkerem Maße, als wir dies an Fig. 12 konstatierten. Es fällt sofort auf,

daß hier das Gerüst in ganz geringer Menge vorhanden ist, ja daß es stellenweis gar nicht wahrgenommen werden kann. Derartige flache Partien, die als schwimnhautartige bezeichnet werden, erscheinen dann völlig homogen und licht; trotzdem daß sie des Gerüstes zu entbehren scheinen, schließen sie doch mit scharfer Begrenzung ab. Wenn es also dieselbe Substanz ist, welche sie und die Zwischenmasse im Protoplasmamaschenwerk bildet, so muß jene, die in letzterem ja flüssig ist, eine solidere Beschaffenheit angenommen haben. Sie erscheint dem Kitt der Membranen ähnlich, der ja das Erkennen der Linen in diesen sehr erschwert und meist unmöglich macht; auch in ihr ist es nicht leicht, die wenigen vorhandenen Fäden nachzuweisen. Deren Maschen erscheinen um so weiter, je dünner und homogener die Häute ausgebildet sind; ob aber eine thatsächliche Erweiterung jener in den meisten Fällen vorliegt, bleibt fraglich, da es in dicken Protoplasmaschichten durch die Durchkreuzung und Überlagerung der Maschen durch andere sehr erschwert wird, den durchschnittlichen Durchmesser dieser genau zu bestimmen. (Wie ich in meiner Arbeit: „Untersuchungen über die Zelle“ nachwies, stimmt er ungefähr überein mit dem von BÜTSCHLI (3) für die Protoplasmawaben angegebenen, woraus ich auf die Identität der Wabenwandungen dieses Forschers mit den von mir beobachteten Linen schloß.) Sehr schöne Schwimnhautbildungen kommen späterhin noch zur Beschreibung; siehe S. 432. — Schon im ersten Teil dieser Arbeit hatte ich die Anwesenheit von Muskelbildungen innerhalb des Protoplasmas eines großen Teiles der hier zu schildernden Epithelzellen hervorgehoben und die deutliche Faserstruktur jener betont. Fig. 18 stellt die bereits angegebenen Verhältnisse in größerem Maßstabe dar und zeigt zugleich die Tingierung des kontraktile Stranges durch Pikrokarmine. Als wesentlich muß vor allem die völlige Isolierung der Fäden im Strang von indifferenten Linen erscheinen, und sie muß zugleich die Frage erwecken, ob die kontraktionsfähigen Fäden als mit gestreckten Linen identisch überhaupt zu denken sind. Allein die Übereinstimmung in der Dicke kann diese Behauptung nicht erweisen; Fig. 17 indessen vermag die gegenteiligen Bedenken zu zerstreuen. Man bemerkt hier, wie ein von unten kommender Muskelstrang sich auflöst, wie dessen Fäden in das Protoplasma ausstrahlen (völlig gleich den Polstrahlen einer karyokinetischen Figur) und bald von Linen gar nicht mehr zu unterscheiden sind. Es ist dies ein jedenfalls anormaler Fall, denn gemeiniglich enden

die Stränge an einer Zellgrenze scharf abgeschlossen, wie sie in ihrem Verlaufe waren, aber gerade derartige abweichende Vorkommnisse sind in der Beurteilung von Strukturfragen (wie ja auch in so vielen anderen, man denke an die Arbeiten der Gebr. HERTWIG an Seeigeleiern unter Anwendung von Giften) von größtem Werte. Folgt aber aus der gemachten Beobachtung die Identität von Linen und kontraktile Strangfasern (die von vornherein äußerst wahrscheinlich gedacht werden mußte, da ja die Linen auch kontraktile sind), so haben wir auch die Stränge vom indifferenten Protoplasma abzuleiten. Das Wie ist allerdings nicht anzugeben; vielleicht sind aber die unter der Zellperipherie verlaufenden gestreckten Linen, welche nicht durch Tingierung des Zellabschnittes, den sie erfüllen, von der Umgebung sich abheben, als einer Vorstufe eines Muskelfibrillenbündels angehörig aufzufassen. Die Streckung der Linen wird auf die Ausläuferbildung zurückzuführen sein; um aber die Isolierung der gestreckten Fäden von indifferenten zu erklären, ist man gezwungen, einen Zerfall dieser anzunehmen, und ein solcher wird schwerlich direkt beobachtet werden können.

Bemerkenswertes Licht auf die Ableitung der Muskelfasern vom Maschenwerke des Protoplasmanetzes wirft auch Fig. 19, die für den Stamm der Forskalea gilt. Während die Muskelbänder fast durchgehends nur lateral, an den Schmalseiten, zu Protoplasma in Beziehung stehen (Fig. 20), ist das Band in Fig. 19 durchsetzt von solchem und hierdurch in eine Menge Abschnitte zerlegt, welche zum Teil direkt mit Protoplasma zusammenhängen. Am normal ausgebildeten Band ist dies selbst an den Enden (Fig. 20) nicht mit Sicherheit nachweisbar, obgleich hie und da angedeutet; in diesem so zerrissenen (aber weder durch mechanische Eingriffe, noch durch Reagentienwirkung) Bande sieht man jedoch einzelne Teile desselben divergierend in das Maschenwerk des, dem Ganzen zu Grunde liegenden, Protoplasmas ausstrahlen und sich verlieren. Daß all diese Teile auch tatsächlich als Abschnitte eines sonst einheitlichen Bandes aufzufassen sind und nicht etwa Bildungen für sich repräsentieren, deren muskulöse Natur fraglich wäre, das beweist ihr Tinktionsvermögen, also die Anwesenheit einer für die beschriebenen Muskelbildungen charakteristischen, da stets zu beobachtenden, Zwischenmasse. Wir lernen hieraus sofort noch weiterhin, daß die ganz allgemein konstatierbare Färbbarkeit dickerer Muskelbildungen nicht durch die zartesten Fibrillarbestandteile dieser gegeben ist (denn bei

der Ausstrahlung derselben ins Protoplasma erscheinen die Fibrillen genau so farblos wie die Linen), sondern daß hierfür allein die Kittmasse letzterer verantwortlich zu machen ist, daß also der chemische Charakter des Muskels in der Beschaffenheit des Kittes begründet ist.

Die Beobachtung von Muskelsträngen im Innern des Protoplasmas von Epithelzellen, unter der Peripherie und parallel zur Längsachse dahinziehend, steht in starkem Gegensatz zu dem Gesetz der Zellpolarität, das RABL (22) aufstellt. Es giebt in der Zelle keine prinzipiellen Gegensätze von oben und unten; die „Tendenz“, Muskeln immer am unteren Ende auszubilden, ist einfach die Folge der Einflüsse der Umgebung, der Lagerungsweise. Das Maschenwerk wird in jedem Protoplasmaabschnitt von gleichartigen Linen gebildet, und diese besitzen hier wie dort die gleiche Fähigkeit, sich in bestimmter Weise Anforderungen anzupassen. Die Ableitung aller Gewebselemente von indifferenten Zellen (Furchungsprodukten) hätte die Ungiltigkeit obigen Gesetzes schon zeigen sollen; mit Sicherheit ergibt sich diese aber aus dem Nachweis der Fadenstruktur in der Zelle, die ja auch den allgemeiner angenommenen Gegensatz von Protoplasma und Kern zurückweist und zur Erklärung der Teilungsvorgänge nicht rätselhafter, plötzlich auftretender oder dauernd existierender Bildungen (Kraftcentra!) benötigt, sondern allein die gegebenen Fähigkeiten des Gerüstes (Linen) dabei berücksichtigt.

Das Entoderm (Fig. 2) des Scheibenrandes der Velella stellt, wie oben angegeben, ein sehr kompliziertes Röhrensystem vor, welches die mächtige Gallerte durchsetzt und mit den beiden Epithelien in direkte Verbindung tritt (in Ermangelung von Stützlammellen). Median zwischen diesen haben die Röhren, die sich beliebig teilen und mit anderen zusammentreten, den größten Durchmesser; nach oben und unten zu laufen sie in außerordentlich feine Bildungen aus, die nicht mehr als Röhren, sondern als Fortsätze zu bezeichnen sind und an die Fortsätze der ektodermalen Epithelzellen herantreten. Die Röhren zeigen außen eine glatte, fast homogene Beschaffenheit und lassen keine Andeutung von Zellgrenzen erkennen; das Protoplasma mit den Kernen ragt in das Innere hinein und verdickt sich oft zu wulstartigen Vorsprüngen. Die glatte Wandung ist demnach als eine Art Cuticula aufzufassen; in den feineren Ausläufern, wo man die Kerne vermißt, scheint sie vom Protoplasma ganz isoliert vorzuliegen (vielleicht entsprechend dem Sarkolemm der mesenchymatösen Muskeln

der Ctenophoren [siehe dort]). Eine Struktur läßt sich in ihr nicht konstatieren; die Linien, die in ihr entlang ziehen, sind Ausdruck von Faltungen. — Interessant am Entoderm ist weiterhin die Anhäufung von gelben, kugelrunden Zellen an den Röhren zu kompakten, kugligen Massen. Jedenfalls gehören diese glänzenden, homogenen Gebilde der Velella nicht eigentümlich an, sondern sind Algen, die hier schmarotzen oder mit der Velella in Symbiose leben. Ein Kern ist in ihnen leicht erkennbar; in der Form stimmen sie ganz überein mit den Algen, welche von den Gebrüdern HERTWIG (16) für Actinien und Radiolarien, von diesen (15) und HAMANN (13) für die Mundarme der Pelagia beschrieben wurden.

Spezifische Gallertzellen (mesodermale Elemente) fand ich nicht, ebensowenig elastische Fasern in der homogenen Gallerte. Demnach wird der Zusammenhalt des Ganzen jedenfalls nur durch die Entodermröhren, die sich mit dem Ektoderm verbinden, bewirkt. Im Scheibenkamm ist eine Stützlamellenbildung zu bemerken. Es befindet sich hier zwischen den ektodermalen Epithelien nichts als eine solide, dicke Platte, die Faserzüge mit überraschender Deutlichkeit in sich wahrnehmen läßt.

CHUN (7) giebt von den ektodermalen Zellen an, daß sie basal in besenreiserartig auseinanderlaufende Ausläufer sich fortsetzen; er erwähnt jedoch den Zusammenhang dieser Fortsätze mit dem Ektoderm nicht. In der Gallerte fand er keine isolierten zelligen Elemente, BEDOT (2) beschreibt jedoch außer den gelben, runden Zellen, die er aber nicht als Algen deutet, noch mesodermale, anastomosierende, verästelte Zellen, die vielleicht auf die Ganglienzellen unter dem Epithel zu beziehen sind. Er selbst erklärt sie, den Ausläufern zufolge, für nervöser Natur.

## B. Craspedote Medusen.

### *Carmarina hastata* E. HAECK.

Die Untersuchung beschränkte sich hier fast ganz auf die Region der Nervenringe. Es galt vor allem, die Struktur der, in ihrer Natur als Ganglienzellen nicht anzuzweifelnden, Elemente des subepithelialen Ringes festzustellen, da hierdurch Stützen für die Deutung entsprechend struierter Gebilde anderer Species gewonnen werden konnten; von Wichtigkeit erschien es mir aber



auch, die Beobachtung der Gebrüder HERTWIG (15) über den Zusammenhang des unteren und oberen Nervenringes einer Nachuntersuchung zu unterziehen, da von vornherein gegen eine derartige Verbindung durch eine dicke Stützlamelle hindurch Bedenken erhoben werden mußten. Ich glaube mit Sicherheit darthun zu können, daß ein solcher Zusammenhang nicht existiert, daß eine Durchsetzung der Lamelle von Nervenfasern oder anderen überhaupt nicht konstatiert werden kann. Es gelang mir auch, für die Bilder, welche die HERTWIG's vom mazerierten Objekte zeichneten, den Grund des Irrtums aufzudecken; für die Darstellung eines Schnittes durch beide Nervenringe, wo außerordentlich scharf der Durchtritt eines Faserbündels durch die Lamelle wiedergegeben ist, war mir jedoch eine derartige Erklärung nicht möglich; ich kann nur behaupten, daß ein Durchtritt von Fibrillen nicht statt hat. Um zu einem sicheren Entscheid zu gelangen, habe ich mich genau derselben vorzüglichen Methode, welche die Gebrüder HERTWIG anwendeten, bedient. Es werden die Epithelien und Nervenringe vorsichtig von der Lamelle mit Nadel und Pinsel abgelöst, so daß diese in der Gegend zwischen Umbrella und Velum, wo auf der unteren Seite die Muskelfasern mangeln, völlig von allen bedeckenden Elementen isoliert ist. Die Gebrüder HERTWIG bemerkten nun eine Reihe kleiner Fibrillenbündel auf der Stützlamelle, welche durch feinste Öffnungen diese durchsetzen. Der Zusammenhang der Bündel mit den Nervenfasern ließ sich nicht beobachten, da sie stets in geringer Entfernung von der Durchtrittsstelle abgerissen waren. An feinen Querschnitten jedoch sahen beide Forscher „von dem einen zum anderen Nervenring ein kleines Fibrillenbündel durch die Scheibenwand hindurchtreten“.

Meine Befunde sind folgende. Figg. 21—23 zeigen die Lamelle unterhalb des Nesselwulstes in isoliertem Zustande von oben (21), unten (22) und seitwärts (23) gesehen. Links beginnt die Subumbrellarmuskulatur, rechts würde sich das Velum anschließen. Die Lamelle ist völlig homogen, glashell und von bedeutender Stärke; die Durchsetzung derselben von Fasern müßte also schon bei der Flächenbetrachtung durch Heben und Senken des Tubus nachweisbar sein. Nirgends aber finden sich solche Fasern, wohl aber treten sowohl von oben wie von unten Fäden und Bündel solcher an die Lamelle heran. Die Bedeutung derselben ist leicht ersichtlich. Fig. 24 stellt das Epithel oberhalb des unteren Nervenringes im Zusammenhang abgelöst vor, und es zeigen sich hier basale Fortsätze an denjenigen Ektodermzellen, welche direkt

vom Ringe untersetzt, also von der Lamelle abgehoben werden und die sich genau in der Gegend der in Fig. 22 wiedergegebenen Fasern, die auf der Lamelle sich erheben, vorfinden. Letztere sind also Stützfasern, durch welche die Epithelzellen die Beziehungen zur Lamelle wahren; wie alle derartige, enden sie an letzterer, was eine seitliche Betrachtung schmaler, abgespaltener Lamellenstücke mit Sicherheit wahrnehmen läßt. — Die Betrachtung von oben zeigt andere Verhältnisse. Von einem Eintritt dünner Zellausläufer, wie er soeben geschildert wurde, in die Lamelle ist hier nichts wahrzunehmen; an der gleichen Stelle (neben der Umbrella) ist diese völlig glatt und von sich anheftenden Fasern frei; dagegen finden sich, der Velarseite genähert, dicke Aufsätze auf der Lamelle, die am freien Ende dichotomieren oder, wie Fig. 25 lehrt, in dünnere Fasern sich zerteilen. Sie ragen in den hohen Wulst der Nesselzelljugendstadien hinein, welcher den oberen Nervenring überdeckt, und stellen die Verbindung der Epithelfortsätze mit der Lamelle dar. Sie sind also völlige Analoga der auf der unteren Seite dieser bemerkten Stützfasern; ihre so bedeutende Mächtigkeit erklärt sich leicht aus der außerordentlich weiten Abtrennung der Epithelzellen des Nesselwulstes von der Lamelle, welche durch die massenhafte Anhäufung von jungen Nesselzellen und die dicke Lage von Ganglienzellen (oberen Nervenring) bewirkt wurde. Nur durch die Aufsätze und ihre Verlängerungen, die Epithelzellausläufer, wird der Zusammenhalt dieser Zellenmassen gewahrt, und wie nötig ein solcher ist, zeigt Fig. 26, welche wiedergibt, wie an die Stützfortsätze sich kleine indifferente Elemente, jedenfalls die Ausgangszellen für die Nesselzellentwicklung, anheften. — Es treten also sowohl von oben wie von unten Fasern einzeln oder vereinigt an die Lamelle; sie durchsetzen diese aber nirgends, sondern heften sich daran bloß an (in welcher Weise, wird gleich geschildert werden); andere Faserelemente jedoch, die zur Lamelle in Beziehung ständen, sind sicher nicht vorhanden. Eine Verbindung des oberen mit dem unteren Nervenringe findet nicht statt.

Die Gebrüder HERTWIG (15) haben die Elemente des Nesselwulstes so ausführlich geschildert, daß ich nur wenig zuzufügen habe. Betreffs der Deutung der sogenannten Knorpelzellen verweise ich auf den ersten Teil der Arbeit (bei *Forskalea*); hier wie dort handelt es sich nicht um sekundär veränderte Nesselzellen oder spezifisch angepaßte Jugendformen, sondern um Entwicklungsformen normaler Art, wie auch hier die Behandlung mit 50-prozentiger Essigsäure

ergiebt. Ich habe dem Entwicklungsgange nicht näher nachgeforscht, da die gewonnenen Bilder völlig jenen im I. Teil beschriebenen entsprachen; zum Beweis dieser Beobachtung gebe ich nur die 3 Figuren 27—29, von denen Fig. 27 die symmetrische Anordnung der Linen, welche der Schlauchbildung vorausgeht, und Figg. 28 und 29 den Schlauch selbst außerhalb der Kapsel darstellen. — Von den Epithelzellen geben die HERTWIG's an, daß sie basal sich mehrfach gabeln und wohl an die Stützlamelle treten. Sie konnten eine Vereinigung beider nicht direkt konstatieren. Fig. 26 zeigt die längsfasrige, derbe Struktur der Fortsätze, die sie als zur Stützleistung geeignet auffassen läßt. Es wird hier der Ort sein, auf diese Bildungen näher einzugehen, da sich ein ganz ausgezeichnetes Beispiel darbietet. Zuerst aber bedarf der Begriff der Stützleistung einer Untersuchung. Die Stützleistung ist eine doppelte: sie besteht erstens in einer passiven Verknüpfung der isolierten Bestandteile der Gewebe, zweitens in der aktiven Wahrung der Form durch das Elastizitätsvermögen. Zur Bewirkung des Zusammenhaltes bedarf es, wie leicht vorstellbar, keiner spezifischen Umbildung der betreffenden Elemente, dazu genügen Ausläufer gewöhnlicher Art, welche indessen durch den Einfluß der sie umgebenden, sich an sie anheftenden Elemente sekundär verändert werden können. Derartige Einflüsse äußert die Umgebung durch Ortsveränderung und reiche Anhäufung anderer Elemente im Umkreis der Stützbildungen. So werden die Epithelzellen des Nesselwulstes immer weiter von der Lamelle durch die anschwellende Menge der Nessel- und Nervenzellen abgehoben und dabei die anfangs plumperen Ausläufer länger ausgezogen. Es ist klar, daß diese Streckung sich auch auf den Teil der Linen übertragen muß, welche gerade in der Streckrichtung verlaufen, daher sehen wir in den Stützausläufern stets ein faserige Struktur angedeutet. Das charakteristische aber der nicht ausgesprochen elastischen Stützelemente, die unregelmäßige Verklebung von Linen zu Polylinen, findet seine Erklärung nur durch die Druckwirkung der umgebenden Zellen; da wir nun wissen, daß deren Lage und Menge vielfachem Wechsel unterworfen ist, so müssen wir folgern, daß die Linarverklebungen in den Stützgebilden nur vorübergehende sind; wir dürfen also sagen: Die Stützgebilde erster Art kennzeichnen sich nur negativ durch den Mangel regelmäßiger, dauernd ausgeprägter Strukturen; auch kann von einer Konstanz der Form nicht die Rede sein.

Ganz anders als die erwähnten Stützgebilde verhalten sich aber diejenigen, welche zugleich Elasticitätsvermögen äußern. Hierzu gehören vor allem die Stützlammellen, über deren Bau die vorliegenden Verhältnisse der *Carmarina* sehr guten Aufschluß geben. Betrachten wir einen kegelförmigen Aufsatz (Fig. 25) näher, so bemerken wir ihn aus dicht zusammengedrängten, gestreckten und ungefähr parallel (nach unten zu ein wenig konvergierend) verlaufenden Fasern aufgebaut. Dieselben Fasern gehen am freien Ende des Aufsatzes in lockere Faserbündel über, welche wir nach der obigen Erörterung als Zellfortsätze oder als Reste derselben, wie sie die Zerstörung des geweblichen Zusammenhangs durch mechanische Einflüsse hinterließ, zu betrachten haben. Die Fibrillen der Aufsätze sind also als Linen zu denken, die sich in besonderer Weise angeordnet haben. Am unteren Ende hören sie nun nicht auf, sondern gehen in die Lamelle ein, in der sie allerdings nur auf kurze Entfernung noch deutlich zu verfolgen sind, denn die Lamelle ist hier von so homogener Beschaffenheit, daß kaum eine zarte Streifung in ihr zu erkennen ist. Indessen ist schwerlich anzunehmen, daß die aus den Aufsätzen eintretenden Fasern in der Nähe des Eintrittes enden sollten. In allen bis jetzt untersuchten Lamellen gelang es, oft mit überraschender Deutlichkeit (Pneumatophore der *Apolemia*, Kamm der *Velella*-scheibe) Fasersysteme zu konstatieren; wir werden deshalb wohl nicht fehlgehen, wenn wir sie ganz allgemein voraussetzen. Und für diese Voraussetzung liefert uns der Befund an den Aufsätzen der *Carmarina* sogleich die Lösung der Frage nach der Abstammung der Fasern in der Lamelle. Meiner Ansicht nach ergibt sich unzweifelhaft, daß jene vom Protoplasma der Zellen sich herleiten, daß sie Linen sind. Daraus läßt sich aber mit großer Wahrscheinlichkeit folgern, daß die Anheftung der Epithelzellen überhaupt an die Lamelle durch Übertritt von Linen aus dem Protoplasma in diese bewirkt wird. Es ergibt sich hieraus sofort die Bedeutung der zackenförmigen Fortsätze an der Basis mancher den Epithelzellen angehörigen Muskelfasern, wie ich sie mehrfach in meiner Arbeit über *Hydra* (23) nachwies.

Die Fasern sind aber nicht die einzigen Bestandteile der Lamelle. Dies geht aus Fig. 25 mit größter Sicherheit hervor. Die geringere Deutlichkeit der Linen im Aufsatz als in den Zellfortsätzen und im Protoplasma ist bedingt durch die Anwesenheit einer homogenen Bindemasse, deren Lichtbrechungsvermögen dem der Linen fast ganz oder ganz (z. B. in der Lamelle) gleichkommt.

Wir konstatieren also in den Lamellen: Züge parallel und gestreckt verlaufender Linen und eine Verbindungsmasse. In der Lamelle der Luftflasche von *Apolemia* bemerkten wir zwei Richtungen, welche die Fasern innehielten; am Stamm der *Apolemia* lassen sich längs-, quer- und radialziehende (in den Septen) Fibrillenzüge nachweisen; hier bei *Carmarina* und sonst meist verlaufen die Linen in einer Richtung, bei *Forskalea* in der Lamelle der Nährpolypen fanden sich aber vereinzelte spiralige Fasern von stärkerem Durchmesser vor. Gemeinschaftlich ist allen elastischen Stützgebilden eine Tinktionsfähigkeit in lichtem Rosa, die bald fast ganz zurücktritt, bald außerordentlich intensiv ist (elastisches Band der Nesselknöpfe); es färbten sich dagegen die Muskeln gelblich-rot. Die Kittsubstanz jener ist also von der letzterer verschieden; da die Linen dieselben sind, so müssen wir also in der Bindemasse den Faktor erkennen, welcher das Elastizitätsvermögen ersterer bedingt. Eine chemische Analyse, die in den Lamellen eine ganz andere Beschaffenheit als in den Muskeln nachweist, besagt also nicht im geringsten, daß in den elastischen Gebilden Linarbestandteile nicht vorhanden sein können — zugegeben deren Anwesenheit in den kontraktile Substanzen —, sie lehrt uns einfach nur, daß andere Kittmassen als in den Muskeln abgeschieden wurden, und daß jene hauptsächlich es sind, welche den Gewebelementen ihren spezifischen Charakter verleihen (die Anordnung der Fasern spielt selbstverständlich dabei auch eine große Rolle). Bis jetzt ließen sich dreierlei solch verschiedenartige Bindesubstanzen nachweisen: die bei Einwirkung von Osmium leicht sich schwärzende der Ganglienzellen; die durch Pikrokarmin sich gelbrötlich färbende der Muskeln und die durch Pikrokarmin licht oder intensiver rosa sich tingierende der elastischen Stützgebilde. Woher diese Substanzen stammen, soll am Schluß dieser Arbeit einer Erwägung unterzogen werden.

In der Mitteilung meiner Befunde über die Ganglienzellen der Nervenringe beschränke ich mich nur auf Schilderung der Struktur derselben, da alles übrige auf sie Bezügliche von den Gebr. HERTWIG (15) so vortrefflich dargethan wurde und meine Untersuchungen dem nichts Neues beifügen. In den Figg. 31—39 ist eine Übersicht über die mannigfaltigen Strukturbilder, welche man wahrnimmt, gegeben. Ich war überrascht, daß selbst an ein und demselben Tier die Ausbildung der Ganglienzellen so verschiedenartig sein könne; indessen scheint es, als wenn die Variationen voneinander ableitbar wären. Während in Fig. 31 und 34 eine Gerüstanordnung,

wie sie auch in den Ausläufern der Epithelzellen (am Stamm der Forskalea und Apolemia) sich zeigt, zur Beobachtung gelangt, indem gestreckte Längsfasern von indifferenten durchflochten werden, ist in Figg. 36 und 38 eine Streckung der Fasern ganz allgemein wahrnehmbar. Sämtliche Fasern ziehen hier ungefähr parallel zu einander und zu den Wandungen des Ausläufers, nur durch geringe Biegungen kommen Verschlingungen des Gerüstes zustande. Beide Ausbildungsweisen stehen sich aber nicht schroff gegenüber, sondern scheinen durch Zwischenglieder vermittelt. So ist in Figg. 33 und 32 zu konstatieren, daß hier eine scharfe Unterscheidung von indifferenten und gestreckten (d. h. ungefähr eine Richtung einhaltenden) Linen kaum möglich ist; man hat nur den Eindruck, als wenn einzelne Fäden fast gestreckt, andere etwas gekrümmt, dritte stärker gewunden verlaufen. So kommt wohl eine Verflechtung der Gerüstbalken zustande, das Ganze hat aber nicht den Charakter eines Maschenwerkes, wie dies in Fig. 34 trotz der Streckung eines Teils der Linen der Fall ist. In Fig. 35 ist die Durchflechtung noch geringer; in Fig. 38 laufen die Fäden fast völlig parallel. Interessant ist, daß ein gleichartiger Verlauf der Linen um so ausgeprägter ist, je mehr der multipolare Charakter der Zelle zurücktritt. In Figur 31 haben wir jedenfalls das ursprünglichste Schema der nervösen Elemente zu erkennen, denn wir finden derartige Zellen z. B. bei Hydra und in den Epithelien der Hydroiden, wo es zu keiner Konzentration der Ganglienzellen kam. Ein gutes Beispiel hierfür liefern die Ganglienzellen in den Nährpolypen der Apolemia, deren eine in Fig. 40 wiedergegeben ist. Auch bei diesen sehen wir gestreckte Fasern von indifferenten durchflochten; in den feinsten Abschnitten der Ausläufer kommt es dann zur Vereinigung aller Fäden zu zusammengesetzten Polylinen. Zeigt jedoch eine Ganglienzelle, wie in Figg. 35 und 36, nur einen vom Zellkörper abgehenden Fortsatz, so sind sämtliche Fasern mehr weniger gestreckt. (Wie schon oft bemerkt, ist selbstverständlich vom Gerüst des Kerns abzusehen; dieses beteiligt sich an den Anpassungen des Protoplasmmaschenwerkes nicht.) Indessen werden wir dieser für Carmarina giltigen Beobachtung nicht allgemeine Bedeutung zuschreiben dürfen, denn wir sahen z. B. bei Velella in den multipolaren Ganglienzellen einen ziemlich gestreckten Faserverlauf; völlig parallel ziehend werden wir die Linen in den mesodermalen Ganglienzellen der Ctenophoren beobachten; andererseits war die Gerüstanordnung in denjenigen Riesenzellen vom Stamm der Forskalea, die nur einseitig Fortsätze



abgeben und insofern wenigstens Fig. 30 ähneln, genau dieselbe wie in den übrigen, mit Fortsätzen an den verschiedensten Stellen des Körpers versehenen Zellen.

Je mehr sich die Ausläufer auf eine Seite der Ganglienzelle beschränken (Figg. 34—36), desto mehr prägt sich eine Anordnung der Längsfasern aus, wie wir sie schon in den soeben erwähnten Riesenzellen (nicht in den Syncytien) des Forskaleastammes beobachten konnten. Die in den Zellkörper eintretenden Fäden ziehen an der einen Seite desselben empor, biegen um und ziehen auf der anderen abwärts, wo sie dann in den zweiten Ausläufer eintreten (Fig. 34) oder in den einzigen vorhandenen zurückkehren (Figg. 35 u. 36). Diese Ausbildungsweise erinnert schon an jene der Ganglienzellen höherer Tiere, und sie ist wohl zweifellos als Ausdruck höherer Leistungsfähigkeit der betreffenden Zellen zu deuten. Derartige Gebilde werden nicht als einfache Leitbahnen der Reize aufzufassen sein.

Wie auch die Gebr. HERTWIG beobachteten, findet sich noch eine andere Art nervöser Elemente in der Nähe des Ringkanals im unteren Nervenringe vor. Man bemerkt hier zu einheitlichem Strang verbundene, ganz zarte Fibrillen mit eingelagerten Kernen. Ich habe in Fig. 37 ein Stück dieses Stranges dargestellt; die Fibrillen darin verlaufen längs und sind gestreckt; nur hie und da zeigen sich schleifenartige Ausbiegungen aus dem gestreckten Verlauf, die aber für sämtliche Fibrillen der Seite, auf welcher die Verknotung bemerkbar ist, gelten und denen wohl kaum eine besondere Bedeutung zuzusprechen ist. Ob wir es nun hier mit einer Vereinigung vieler Ganglienzellen, deren Ausläufer so außerordentlich zarte sind (isoliert kommen derartige Zellen in Menge vor), zu diesen Strängen oder mit Syncytialbildungen zu thun haben, ist eine schwer lösbare Frage. Fast möchte ich das letztere für wahrscheinlicher erachten, denn eine Beziehung der Kerne zu bloß je einer Faser des Stranges ist nicht zu beobachten; die Kerne liegen vielmehr gleichmäßig von sämtlichen Fibrillen umspinnen im Innern.

Die Struktur der Sinneszellen (Fig. 39) entspricht ganz der der Ganglienzellen, wie sie in Fig. 34 wiedergegeben ist. Der Unterschied gestreckter und indifferenter Fasern ist ziemlich deutlich (wenigstens in dem vorliegenden Element) ausgeprägt; besonders auffallend ist die völlige Streckung der Längsfasern in dem peripheren Fortsatz der Zelle, welcher das Sinneshaar trägt. Genau das Gleiche gilt auch für die in

Fig. 41 dargestellte Sinneszelle der Apolemianährpolypen (Mundgegend), wo der Übergang dieser Fäden in die Wimpern, die in großer Anzahl aufsitzen, mit Sicherheit zu erkennen ist. Welche Menge von Linen in den Ausläufern enthalten ist, erhellt aus der gleichen Figur, an der wir den einen basalen Fortsatz in seine Linarbestandteile aufgelöst finden. Sehr klar bemerkt man dies aber auch an den eigentümlichen Anschwellungen, die so häufig an den Ausläufern der Ganglienzellen konstatiert werden und als charakteristisch für die nervösen Elemente gelten. In Figg. 32 und 38 sind solche Bildungen, die als Varikositäten bezeichnet werden, gezeichnet; der homogene (Fig. 32) oder von eng nebeneinander ziehenden Linen angefüllte (Fig. 38) Ausläufer erweitert sich plötzlich, um dann die erstere Beschaffenheit wieder anzunehmen. Es wird dies durch zeitweilige Auflösung des Zusammenhaltes der in ihn eingegangenen Linen bewirkt; diese verbreiten sich auf einen größeren Raum, wobei sie, wie in Fig. 38, sich stark krümmen, und vereinigen sich dann wieder in der alten Weise. Was die Ursache dieser Varikositätenbildungen ist, konnte ich nicht feststellen; vielleicht haben wir als solche einfach den Einfluß der Reagentien anzusehen (lokale Verquellung), wie ja auch die Gebrüder HERTWIG (15) annehmen.

Die quergestreifte Muskulatur des Velums und der Subumbrella giebt Fig. 42 wieder. Die sonst blattartig nebeneinander stehenden Bänder sind hier ganz oder etwas umgebogen, so daß wir einzelne auch völlig von der Breitseite sehen. Wie bei *Forskalea* (Muskeln der Subumbrella der Schwimmglocken, Fig. 1) ziehen die Querlinien mit größter Regelmäßigkeit über alle Bänder hin; nur an dem übermäßig kontrahierten Bande werden sie im mittleren Abschnitt desselben undeutlich. Nehmen wir an, daß es nur die substanzärmeren Teile der Bänder (die dunkel angegebenen) sind, die sich kontrahieren, so erkennen wir die Ursache dafür leicht darin, daß die Unterschiede in der Substanzmenge durch die starke Kontraktion ausgeglichen werden. Deutlich bemerkt man die perlschnurartige Beschaffenheit an dem Ausläufer des Bandes rechts unten. Ein struktureller Unterschied der hellen und dunklen Partien ist nicht nachweisbar (wie bei *Forskalea*); auch das Tinktionsvermögen ist das gleiche.

Ein Plattenepithel muß von vornherein als besonders geeignet zur Gerüstuntersuchung erscheinen, da man es ja hier nur mit einer ganz zarten Lage von Protoplasma, die oft mit einem sehr feinen Schnitt an Dünne wetteifert, zu thun hat.

Carmarina bietet im Epithel der Umbrella vorzügliche Gelegenheit zu solchen Studien; die Zellen erreichen hier in Teilen ihres Bezirkes ein derartig geringes Maß von Dicke, daß selbst Zellmembranen derber erscheinen. Fig. 43 stellt einen Fetzen dieses Epithels dar. Das Zellterritorium ist, da Grenzen mangeln, nur ungefähr nach der Lage der Kerne zu beurteilen. In deren Nähe schwillt das Protoplasma am stärksten an (obgleich es auch hier ein sehr niedriges ist und der Kern deshalb flachgedrückt erscheint); von diesem aus, anderen Anschwellungen zu, verdünnt es sich, wie es scheint (siehe die Figur) aber nicht gleichartig nach allen Seiten hin, sondern in zwei entgegengesetzten Richtungen, in denen sich eine Parallelfaserung bemerkbar macht, in geringerem Maße, als in den übrigen. Das Maschenwerk ist in den relativ dicken Partien der Zelle außerordentlich klar wahrzunehmen; man erkennt daß die Windungen, in welchen die einzelnen Linen verlaufen, nicht so bedeutende sind, wie es z. B. bei Betrachtung eines Schnittes (siehe meine Arbeit, 24) der Fall zu sein scheint; immerhin ist für ein Plattenepithel ein verhältnismäßig gestreckter Verlauf der Linen leichter einzusehen, als in protoplasmareichen Zellen, da der Verlauf der Fäden fast ganz auf eine Fläche beschränkt ist. Die Parallelfaserung, welche auf der fast völligen Streckung einzelner in einer bestimmten Richtung ziehender Linen beruht, macht sich am ganzen Epithel der Umbrella bemerkbar; ausgeprägt ist sie natürlich nur in den dickeren Partien der Zellen, denn in den übrigen ist das Gerüst überhaupt kaum, stellenweise gar nicht wahrnehmbar. Die wenigen hier ziehenden Linen bilden relativ weite Maschen; es ist jedoch immerhin möglich, daß man einzelne gar nicht wahrnimmt und daher der Maschendurchmesser bedeutender erscheint. Die Zwischenmasse trägt durch ihre hier homogene Beschaffenheit dazu bei, die Fäden undeutlich zu machen — das Gleiche wurde S. 420 geschildert —; ob nun eine Verdichtung der Grundmasse (was zum mindesten ein sehr unklarer Begriff ist) oder die Verdrängung derselben durch einen in ihr abgeschiedenen homogenen Kitt eingetreten ist, läßt sich durch morphologische Untersuchungen nicht feststellen. Ich bin der Ansicht, daß letzteres statthat, da ich unter Grundmasse überhaupt nur flüssige Ausscheidungsprodukte geformter Zellbestandteile (Granulae) verstehe (siehe hierüber in den Schlußbemerkungen).

Wie bekannt, spannen sich zwischen den Stützlamellen der Umbrella und Subumbrella durch die Schirmgallerte Fasern (Fig. 44) aus, die als elastische bezeichnet werden. Sie sind völlig

gestreckt, wenn die Gallerte nicht geschrumpft ist; sie äußern also Elasticität, indem sie einem Drucke Widerstand leisten und aus einem durch Druck herbeigeführten Zustand, wie Fig. 44 ihn darstellt, in den völliger Streckung zurückzukehren sich bemühen. Eine Struktur ist in ihnen absolut nicht wahrnehmbar; sie sind von durchaus homogener Beschaffenheit. Es möchte daher ganz willkürlich erscheinen, auch für sie eine Linarstruktur zu behaupten; da aber in anderen elastischen Gebilden eine Faserstruktur wirklich sich nachweisen läßt, wie sogleich dargethan werden soll: so rechne ich auch erwähnte elastische Fasern zu den aus gestreckten Linen und einer spezifischen Kittmasse bestehenden Gewebelementen, deren Fasern präformierte sind und vom Protoplasma abstammen. Außer in der Funktion zeigen die Gallertfäden auch Übereinstimmung in der Färbbarkeit mit den bekannten elastischen Gebilden; sie färben sich ebenso intensiv rosa, wie die Fasern des elastischen Bandes der Nesselknöpfe, und von diesen ist der Nachweis des Aufbaus aus zarten Fibrillen leicht zu führen. Denn zwar erscheinen sie auch bei *Forskalea contorta* (und ebenso der unbestimmten Agalmide) zumeist von völlig gleichartiger Beschaffenheit, aber, wie wir es schon bei den Muskeln konstatierten, es sind die abweichenden Bildungen, gewissermaßen die Monstrositäten, welche über die Strukturen den klarsten Aufschluß geben. Im ersten Teil der Arbeit habe ich eine elastische Faser beschrieben (Fig. 26), welche sich zu einem sehr dünnen Bändchen abflachte. In diesem ließ sich eine zarte Längsstreifung nachweisen; außerdem spalteten sich von ihm dünne Fibrillen ab, die jener Streifung entsprachen. Vereinigen wir mit diesem Befunde noch den sich aus Fig. 45 ergebenden, wo die lokale Spaltung einer elastischen Faser in mehrere Längsfäden von verschiedener, aber sich gleichbleibender Dicke dargestellt ist, so ergibt sich mit größter Wahrscheinlichkeit der Aufbau der betreffenden Fasern und gestreckten Längsfibrillen, deren Kittsubstanz zumeist eine so innige Vereinigung der Fäden bewirkt, daß das Ganze ein homogenes Aussehen erhält. Fragen wir nun: woher stammen die Fibrillen, welche in diesen elastischen Elementen sich vorfinden? so giebt uns hierüber der Zusammenhang der letzteren mit der Stützlamelle der Senkfäden Auskunft. Ich glaube, dem oben geführten Nachweise entsprechend, auch hier behaupten zu dürfen, daß die Lamellenfäden mit Linen identisch sind; es

bilden also Linen durch Verkittung mittels einer spezifischen Bindemasse die elastischen Fasern. Daß zwischen dem Kitt dieser und der Lamellen ebenfalls kein prinzipieller Unterschied vorliegt, geht wiederum aus den Befunden an den Senkfäden hervor, denn es hat zwischen der intensiven Rosafärbung des Angelbandes und der weit lichterem der mäßig stark entwickelten Lamelle am Beginn der Senkfäden ein allmähliches Übergehen statt. Wahrscheinlich ist Ursache hierfür nur eine reichere Anhäufung des Kittes in den sich am Senkfaden ausbildenden elastischen Fasern. Daß es nur die Beschaffenheit jenes sein kann, welche, gesetzt die Richtigkeit des Identitätsnachweises von Linen mit den Fibrillen der elastischen Elemente, diese überhaupt zu elastischen Gebilden stempelt, bedarf kaum einer Erwähnung; denn da die Linen kontraktionsfähige Elemente sind, so kann ihnen die Fähigkeit der Elasticität nur in sehr geringem Maße innewohnen.

Die Tentakeln der Carmarina bilden ein ausgezeichnetes Untersuchungsobjekt. In der leicht isolierbaren Stützlamelle ist eine zarte Faserstruktur von Quer- und Längsfalten wohl zu unterscheiden. Mit der Lamelle stehen die schlauchförmigen Ausläufer der Nesselzellen (Fig. 46), die auch HAMANN (12) beschreibt, in Zusammenhang, wobei sie sich meist basal in kurze Fasern auflösen. Wie die Membranen in der Umgebung der Kapseln, in welche sie übergehen, sind sie von homogener Beschaffenheit; ob deshalb und der Verbindung mit der Lamelle wegen den Fortsätzen die muskulöse Natur abzustreiten ist, wie HAMANN dies will, erscheint mir fraglich; einfache Stützfortsätze sind meist nicht so regelmäßig ausgebildet. Fig. 47 lehrt die außerordentliche Dehnbarkeit der Wandungen des Nesselschlauches. Sie stellt einen solchen zum Teil ausgestülpt dar; er ist erfüllt von Sekret, von dem in die Kapsel zurückführenden, noch nicht erweiterten, und außerdem noch von anderen, durch Zufall mitgerissenen, Abschnitten des Schlauches.

Ausgezeichnete Strukturbilder ergeben die Epithel- oder Deckzellen der Tentakeln (Fig. 48). Gemäß ihrer bedeutenden Längserstreckung zeigen sie eine ausgesprochene Längsfaserung. Die Längsfasern verkleben vielfach zu verschiedenen kräftigen Polylinen; während peripher unter der Cuticula das Protoplasma am reichlichsten und sehr gleichmäßig struiert ist, finden sich basal im verdünnten Zellkörper schroffe Kontraste zwischen derberen und sehr zarten Partien. Die ersteren werden von Polylinen dargestellt, in letzteren ist stellenweise das Gerüst, wie ja auch in anderen

schwimmhautartigen Bildungen, kaum wahrzunehmen. Ganz Entsprechendes lehrt auch die Betrachtung der Struktur der im I. Teil schon erwähnten Epithelmuskelzellen vom Mundrand der *Apolemia*-nährpolypen (Fig. 40); auch hier ist eine Längsfaserung gemäß der Verlängerung des Zellkörpers in einer Achse deutlich ausgeprägt, und es kommt auch hier (jedenfalls durch den Druck der angelagerten Drüsenzellen) zu Verdünnungen des Protoplasmas, denen stärkere Entwicklung durch Polylinenausbildung in anderen Bezirken (siehe die mittlere Partie der Epithelzelle im Gegensatz zu den zwei seitlichen) das Gleichgewicht hält. In ersteren ist auch hier das Gerüst nur schwer nachweisbar, da die Zwischensubstanz an Homogenität gewonnen hat; in letzteren sind die Balken dann um so reicher angehäuft und untereinander verklebt.

### C. Hydroidpolypen.

#### *Pennaria cavolini.*

Das Ektoderm des Mauerblattes zeigt Epithelmuskelzellen von geringer Höhe und vakuolär angeordnetem Protoplasma (Fig. 49). Das Gerüst ist nur in der Kerngegend reichlicher angehäuft; es durchsetzt von hier aus den Raum der Zelle in verdichteten Strängen oder membranartigen Bildungen, die besonders als Grenzmembranen der Zelle von oft beträchtlicher Dicke sind. Daß dabei Verklebungen des in der Kerngegend indifferent ausgebildeten Linar-maschenwerkes die Hauptrolle spielen, ist leicht ersichtlich; immer sind die soliden Bildungen (Polylinen und Membranen) aber von lockerem Maschenwerk begleitet. Man muß sich indessen hüten, die zarten Maschen, welche über den Vakuolen eingezeichnet sind, auf solche Schicht indifferenten Gerüstes zu beziehen; sie geben vielmehr Ausdruck der hier besonders mächtig ausgebildeten Cuticula. Dies ist mit Sicherheit durch Hebung und Senkung des Tubus nachweisbar; die Cuticula grenzt unmittelbar an die darunter befindlichen Vakuolen. Bei oberflächlicher Betrachtung imponieren die hellen Maschenräume in der Cuticula als Körnchen, und hieraus erklären sich auch die vorliegenden Ansichten über eine Struktur in jener. *Pennaria* ist jedenfalls ein zur Beurteilung der Cuticula sehr geeignetes Objekt. — Die Muskeln sind glänzende, homogene



Fasern, wie allgemein bei den Hydroiden; auf ihnen sich ausbreitend zeigen sich hie und da Ganglienzellen (siehe die Figur), deren Protoplasma längsverlaufende und indifferente Fäden, wie in Fig. 31, enthält. Die feinen Fortsätze sind homogen, wie ja ganz allgemein.

Im Entoderm bemerkt man sehr verschiedenartige Epithelzellen. Am Mundrand finden sich die in Figg. 50 u. 51 dargestellten Elemente; tiefer am Mauerblatt werden sie von den in Figg. 52, 53 und 54 gezeichneten vertreten. Betrachten wir die ersteren, so haben wir Fig. 50 als Deckzelle zu deuten, die jedenfalls zu den vorhandenen Muskelfasern in Beziehung steht (außer diesen Gebilden finden sich am Mundrand nur noch Drüsen- und Sinneszellen als epitheliale Elemente). Sie zeigt ein dichtes Gerüst, in dem eine Längsfaserstruktur nur schwach angedeutet ist; peripher trägt sie eine derbe Geißel, welche wohl ein Verklebungsprodukt mehrerer Wimpern ist. Die Muskelzellen des Mauerblattes haben im Gegensatz zur Schwächigkeit jener einen plumpen Zellkörper (die verschiedenen Dickenverhältnisse sind doch wohl nur als Ausdrücke verschiedener Ernährungszustände aufzufassen), dessen gleichfalls dichtes Gerüst von Nahrungsballen erfüllt ist. Die Muskelfasern sind schwächer als im Ektoderm. Wie bei den Deck- oder Muskelzellen haben wir auch zwei Variationen der Sekretzellen zu unterscheiden, die vielleicht gleichfalls nur 2 Zustände einer einzigen Zellart repräsentieren. Fig. 53 entspricht dem Typus einer Körnchen-, Fig. 51 einer Becherzelle. In jener ist das Gerüst ein ausgesprochen längsfaseriges, vor allem oberhalb des Kernes, wo große Mengen von Sekretkörnern angehäuft sind, welche sich gelbbraunlich färben. In Gerüstanordnung und Tinktion stimmen diese Zellen völlig mit den von Forskalea (Polypenentoderm) und Apolemia (Polypenmundrand) geschilderten Drüsenzellen überein. Von letzteren giebt Fig. 55 eine Darstellung; das Gerüst ist ausgesprochen längsfaserig; am oberen Zellende verschlingen sich die Fasern untereinander. Körner fehlen in manchen Zellen ganz; die Färbung der Zwischensubstanz deutet aber auf das Vorhandensein von Sekret hin. In den genau entsprechend gelagerten und geformten Zellen der Taster der Apolemia konnten jedoch Körner in Menge beobachtet werden; weiterhin giebt KOROTNEFF von den Drüsenzellen am Vellellascheibenrande, die ich gleichfalls leer an Körnern konstatierte, an, daß sie von solchen ganz erfüllt seien — daraus scheint hervorzugehen, daß der Gehalt an Sekret in Ballenform keinen Unterschied der Zellart,

sondern nur des jeweiligen Zustandes der sekretorischen Thätigkeit und vielleicht der Einwirkung der Reagentien bedeutet. — In der zweiten, bei *Pennaria* beobachteten Sekretzellart sind Körner ebenfalls nicht vorhanden; die starke Anschwellung des oberen Zellteiles, die durch große Anhäufung einer homogenen Substanz bedingt ist, läßt aber eine Deutung des Elementes in anderem, als oben angegebenem Sinne nicht zu. Das Gerüst ist außerordentlich weitmaschig (Fig. 51), nur hie und da nimmt man die Kreuzungsstellen der Linen als intensiver glänzende Knoten wahr. Dem Kern genähert, tritt eine Verdichtung des Gerüsts ein, und unterhalb des Kerns ist die Struktur die gleiche, wie in den am gleichen Ort auftretenden Deckzellen. — Schon in meiner Arbeit über *Hydra* (23) habe ich versucht, auch diese Art der drüsigen Gebilde mit den Körnerzellen in Einklang zu bringen. Es zeigte sich, daß bei Anwendung verschiedener Reagentien dieselben Zellen (an der Fußscheibe) entweder im letzteren oder im ersteren Modus vorlagen; die in den Körnerzellen isolierten Ballen waren demnach in den Becherzellen zu einer homogenen Sekretmasse, welche das, sonst längsfaserige, Gerüst auseinandertrieb, verschmolzen. Diese Beziehungen beweisen, daß ein prinzipieller Gegensatz beider Zellarten nicht existiert; nichts liegt nun näher, als die erwähnte Umbildung auch am lebenden Tier sich vollziehend anzunehmen. So können ganz die gleichen Sekretzellen, z. B. der *Pennaria*, ihrer verschiedenen Lagerung wegen in verschiedenen Zuständen erscheinen; es wäre auch denkbar, daß sogar nebeneinander liegende Drüsenelemente als Becher- und als Körnerzellen auftreten, da die Zustände sich möglicherweise auch in derselben Gegend nicht zu entsprechen brauchen. Damit soll nicht im geringsten behauptet sein, daß beide Modi nun immer vereinigt vorkommen müssen; die Abscheidung des Sekretes, dies einzig stichhaltige Characteristicum der Drüsenelemente, kann ja auf die mannigfaltigste Weise vor sich gehen; Anordnung des Gerüsts und Form des Sekretes hängen von nebensächlichen Erscheinungen ab, welche in den verschiedenen Zellen sehr verschieden sein können.

Die in Fig. 52 dargestellten Sinneszellen erinnern außerordentlich an die gleichen und gleichgelagerten Elemente der *Hydra* (23). Ihre Struktur ist dieselbe, wie in den Sinneszellen der *Apolemia-nährpolypen* (I. Teil). Ob die spitzzulaufende Form (b) auf ein Element, das sich zur Ganglienzelle umbildet (wie sie bei *Hydra* vorkommen) zu beziehen sei, konnte ich mit Sicherheit nicht ent-

scheiden; ich habe auch keine Ganglienzellen im Entoderm angetroffen.

Von den Tentakeln interessierten mich am meisten die Zellen des Entoderms, die sogenannten „Knorpelzellen“ (Fig. 56), welche wie Geldrollen hintereinander liegen. Ihre Wandungen sind sehr solid, ihr Protoplasma ist auf die mittlere Zellpartie, wo der Kern liegt, beschränkt. Es zeigt ganz dieselben strukturellen Umbildungen, wie in den ektodermalen Epithelmuskelzellen des Mauerblattes; durch Polylinen- und Membranbildung ergibt sich die so feste Beschaffenheit des Ganzen. Dabei ordnen sich vielfach die Linen in Zügen an, die, von den Wandungen einzeln kommend, ventral sich durchkreuzen und den Kern umspinnen. In den Wandungen hat die Verdichtung des Gerüsts das höchste Maß erreicht; die außerordentlich derbe Struktur ist Ursache dafür, daß die Tentakeln nicht kontrahiert werden können.

Die Nesselzellen des Ektoderms der mit Nesselköpfen versehenen Tentakel haben Stilbildungen, welche auch HAMANN (12) schildert. Die Zellen mit den kleinen Kapseln (Fig. 57) lassen einen feinen, gleichmäßig dicken Fortsatz erkennen, der ganz mit den Fortsätzen der Nesselzellen am Apolemiataster übereinstimmt. Er wird, wie auch die Membran im Umkreis der Kapsel, von Protoplasma umspinnen; mit der Membran steht er in direkter, solider Verbindung. Anders jedoch bei den Zellen mit größeren Kapseln (Fig. 58); auch hier existieren Stil und die Membran im Umkreis der Kapsel; beider Zusammenhang ist aber ein lockerer, das Gerüst letzterer geht nach unten zu in eine parallelfaserige Verdickung des Protoplasmas (die auch von anderen, indifferenten Linen durchflochten wird) über, welche als Stil imponiert. Der Struktur wegen ist er deshalb sicher nicht als Muskelbildung aufzufassen, vielmehr kann es sich nur um einen Stützfortsatz handeln. Die homogene Beschaffenheit des Fortsatzes ersterer Zellen läßt eine Deutung als Muskelgebilde ganz gut zu, wenn sie dieselbe auch nicht nötig macht; HAMANN (12) kann demgemäß im Recht sein, wenn er diesen beiden Nesselzellarten die muskulöse Natur auf Grund ihres Zusammenhangs mit der Lamelle abspricht; die Allgemeingiltigkeit dieser Ansicht widerlegen jedoch vor allem CHUN's (6) Befunde an Physalia.

### D. Acraspede Medusen.

#### *Pilema pulmo* HAECK.

Die Epithel- und Sinneszellen der Sinnesgrube sind in ihren Strukturverhältnissen in Figg. 59 und 60a und b dargestellt. Im Vergleich zu den Elementen der Hydroiden kann man hier von einer gewissen Gerüstarmut sprechen, die noch ausgesprochener bei den Anthozoen sich bemerkbar macht. Die Elemente, vor allem die Sinneszellen (Figg. 60a u. b), sind von äußerster Feinheit; während aber im gleichen Fall bei den Hydroiden das Gerüst zu Polylinenbildungen verdichtet war (siehe Figg. 52 u. a.), ist es hier ganz im Gegenteil ein durchaus lockeres; es enthält also die Zelle überhaupt weniger Linen als bei jenen Species; zu Polylinenbildungen kommt es nur in den feinsten Fortsätzen; dementsprechend ist eine parallelfaserige Struktur auch viel weniger deutlich ausgeprägt. Je dicker die Zelle (Fig. 59), also je mehr Linen vorhanden, desto wahrscheinlicher sind einzelne gestreckte wahrzunehmen; vor allem unterscheiden sich die als Wimpern aus dem Protoplasma austretenden Linen schon in diesem als Längsfasern von den indifferenten. — Ich gehe hier nicht auf diese interessanten Verhältnisse näher ein, da das von den Anthozoen gelieferte reichlichere Material bessere Unterlagen bietet.

#### *Pelagia noctiluca* PÉR. u. LES.

An den Muskeln der Subumbrella ist das charakteristische der Querstreifung am besten zu erkennen. Die rundlichen Fasern erscheinen häufig in den Endabschnitten völlig glatt (Fig. 61), genau wie glatte Muskeln; der Übergang in die ausgesprochen quergestreiften Partien erfolgt durch leise Anschwellung in bestimmten Abständen, die immer beträchtlicher wird, bis der perl schnurartige Charakter der Fasern deutlich ausgeprägt ist. Die substanzärmeren Stellen, welche an Dicke dem glatten Endabschnitt entsprechen, erscheinen dunkel; die dickeren licht, oder umgekehrt, je nach der Tubuseinstellung. Eine Strukturverschiedenheit ist nicht zu beobachten. Meiner Meinung nach geht aus diesem ganzen Befunde unzweifelhaft hervor, daß zwischen glatter und quergestreifter Muskulatur der Coelenteraten nur der Unterschied

vorliegt, daß in letzteren die Substanz in gewissen Abständen verdickt ist. Die Ursache dafür haben wir vielleicht in der dauernden Kontraktion kurzer Abschnitte der Fasern und Bänder zu erkennen. Ist der ganze Muskel stark kontrahiert, so verschwinden die Dickenunterschiede (Fig. 122); die erst nicht verkürzten Teile haben sich dann in gleicher Weise verdickt, wie jene. Wiederum können aber auch die verdickten Partien den dünnen ähnlich oder gleich werden, indem in ihnen eine Verteilung der Knotensubstanz auf einen größeren Raum eintritt; also wenn sie sich strecken. — Fragen wir nun nach dem Zweck dieser merkwürdigen Einrichtung, so dürfen wir in folgendem Momente einige Aufklärung darüber erwarten. Die quergestreifte Muskulatur findet sich an jenen Organen, die das Vermögen der rhythmischen Kontraktion besitzen (Schwimmglocken der Siphonophoren, Subumbrella der Medusen); durch die Zerlegung der Muskelfasern in eine Menge ganz kurzer Stücke, die sich nacheinander kontrahieren, ist, wie es scheint, die Möglichkeit einer raschen Streckung der Faser nach der Verkürzung gegeben. Betrachten wir z. B. den Siphonophorenstamm, so müssen wir in der That zugestehen, daß an diesem, trotz des so kolossal entwickelten Antagonisten der Längsmuskeln, der Stützlammelle, eine so rasche Streckung, wie sie in den Schwimmglocken statt hat, nicht denkbar ist. Die Zerlegung der hier befindlichen Muskelzellen in zahllose winzige Abschnitte wird zweifellos, bei Unterstützung durch die Gallerte, die Ausdehnung der ganzen Bänder begünstigen.

### E. Octactinia.

#### *Alcyonium acaule* MARION.

Es fällt schwer, bei Anwendung des Osmium-Essigsäuregemisches eine Alcyoniumkolonie gut zu konservieren; Tentakeln und Mundscheibe werden dabei fast ganz eingezogen. Die Zellen fallen außerordentlich leicht auseinander; sie sind zwar gut erhalten, ihre Orientierung ist aber schwierig. Man bemerkt sofort, daß fast sämtliche Zellen sehr zarte, lang ausgezogene oder stark abgeplattete Elemente sind; die Struktur ist zumeist in noch ausgesprochenem Maße, als bei *Pilema*, eine lockere. Betrachten wir zunächst das Ektoderm. Am Mauerblatt besteht es aus einem Plattenepithel, das zeitweise ein drüsiges Aussehen annimmt und von Nesselzellgruppen unterbrochen wird. Fig. 62 stellt eine

Epithelzelle dar und läßt die schon mehrfach angegebene Struktur abgeplatteter Zellen gut erkennen. An den dünnsten Stellen wird das Aussehen ein homogenes; Gerüst ist hier fast gar nicht wahrnehmbar. Auffallend ist die Anwesenheit von runden, verschieden großen Körnern im Protoplasma, die indessen viel reicher an Zahl in den subepithelialen und Gallertelementen sich vorfinden, wo sie relativ bedeutende Größe annehmen können. Soviel ich konstatieren konnte, sind sie nach Art der Vakuolen als Kugeln zu deuten, deren Wandungen vom Gerüst geliefert werden. Hierin stimmen sie völlig überein mit den im Entoderm der Forskaleapolypen etc., vor allem aber schön im Entoderm der Apolemiapneumatophore beobachteten Körnern. Von letzteren giebt Fig. 63 ein genaues Strukturbild; es läßt sich mit Sicherheit das Herantreten der indifferenten Linen an die Kugeln feststellen. Ob letztere Inhalt besitzen oder in der That Vakuolen vorstellen, konnte ich ebenso wenig, wie ihre Bedeutung überhaupt, bestimmen. — Die subepithelialen Elemente des Mauerblattektderms von *Alcyonium* sind zweifellos in die Tiefe gesunkene Epithelzellen selbst, da sie an Form ihnen durchaus ähneln. Je mehr sie in die Gallerte eindringen, desto variabler wird aber ihr Aussehen (man vergleiche die Bilder 64 – 65). Zu Strukturstudien sind sie vorzüglich geeignet, da sie weder zu plump, noch zu zart sind; nur die Anwesenheit der Körner ist etwas störend. Das Maschenwerk ist ein sehr lockeres (Fig. 64 vor allem); sehr auffallend aber ist das Fehlen fast jeder Parallelfaserung in den Ausläufern (Figg. 65 u. 66). Selbst in den schwächigsten gewahrt man meist nur Fäden, die von einer Wandung zur andern ziehen; eine Verklebung von Längsfasern zu Polylinen ist nirgends zu konstatieren. — In der Gallerte kommt es nicht selten zu klumpenförmiger Vereinigung mehrerer Zellen, wobei die Zellgrenzen mehr oder weniger deutlich erhalten bleiben (Fig. 67). Die Substanz der einzelnen Zellen ist in diesen verschieden verteilt; an der einen Stelle häuft sich das Protoplasma sehr an, an einer anderen bildet es nur dünne Häute, in denen oft eine Erkennung der Struktur unmöglich ist. Aus solchen Zellklumpen scheinen zum Teil die Spiculae hervorzugehen, denn wir erkennen in deren Jugendstadien manchmal mehrere Kerne. Immerhin kann dies nicht die Regel sein, wie ja auch die Größe der Spiculae eine sehr verschiedene ist; zumeist werden sie sich wohl aus einzelnen indifferenten Zellen, welche stark an Umfang zunehmen, entwickeln. Die Jugendstadien sind leicht kenntlich durch eine gewisse Regelmäßigkeit der Form (Figg. 68 u. 69) und



Struktur, sowie durch lichte Farbe, die durch die Ablagerung einer bräunlichen, soliden Substanz bedingt ist. Man erkennt die Umrisse des späteren Spiculums schon in Fig. 68 angedeutet; es macht sich hier auch die Streckung eines Teils des Gerüsts geltend. Parallel verlaufende Linien ziehen den Wandungen entlang oder durchsetzen den Zellkörper in querer und in der Längsrichtung. In Fig. 69 ist dies sehr scharf ausgeprägt; der weitaus größte Teil der Fasern, vielleicht sämtliche, sind gestreckt und verlaufen in der geschilderten Weise, wohl auch in schräger Richtung von einem Buckel zum anderen. Die Zelle oder das Syncytium hat auf diesem Stadium einen bräunlichen Ton angenommen; schreitet die Ablagerung der Kalksalze weiter vorwärts, so wird das Gerüst undeutlich, und in dem fertigen Spiculum (Fig. 70) sieht man nur eine homogene, stark glänzende Masse. — Diese Befunde über die Entstehung so solider, aus Kalksalzen aufgebauter, Gebilde sind von großer Bedeutung, denn sie beweisen (und lassen uns für andere ähnliche Elemente vermuten), daß auch derartigen homogenen Elementen eine Linarstruktur zu Grunde liegt, ebenso wie den Muskel- und elastischen Fasern, der Stützlamelle, den Chromatin- und Sekretklumpen. In der Grundmasse (von dort gelagerten Granula jedenfalls) erfolgt die Abscheidung der spezifischen Kittmasse zwischen die in besonders charakteristischer oder auch indifferenten Lage angeordneten Fasern. Durch die Fasern wird die Form, durch die homogenen Abscheidungsprodukte der chemische Charakter dieser Bildungen bewirkt.

Die in Fig. 71 dargestellte Zelle stammt aus dem Ektoderm der Mundscheibe, wo sie mit der ungeheuren Masse der anderen auf Grund der zu ausgiebigen Mazeration ein unentwirrbares Chaos darstellte. Die Form und Struktur erinnert völlig an jene der gleichen Zellen der Actinien, und ich komme deshalb auf sie erst bei diesen zu sprechen. Sinnes- und Ganglienzellen vermochte ich in der Menge der langausgezogenen Elemente nicht zu unterscheiden.

Das Entoderm besteht am Mauerblatt aus Epithelmuskelzellen, die gleichfalls sehr abgeplattet sind (Fig. 72). Schwimmhautartige Teile des Protoplasmas begleiten die Muskelfasern oft eine Strecke weit und geben dem Ganzen ein eigentümliches Gepräge. Aus dem Gerüst erhebt sich eine starke, sehr lange Geißel; entgegengesetzt derselben zieht der kontraktile Faden, der einen ziemlich bedeutenden Durchmesser und rundliche Form hat. In Figg. 73 und 74 sehen wir zwei anormale Muskelfasern dargestellt,

die über die Strukturverhältnisse der kontraktile Gebilde klaren Aufschluß bieten. Die wellenförmige Begrenzung des längsfaserigen Muskels auf der rechten Seite in Fig. 74 und die Vorsprünge in Fig. 75 erklären sich aus unregelmäßiger Kontraktion. Während sich ein kleiner Teil der Fibrillen in ersterer Figur (auf der linken Seite) kontrahiert hat und aus diesem Grund die Grenzlinie dieser Seite gerade verläuft, blieben die anderen Fibrillen unverkürzt (oder verkürzten sich geringer) und mußten deshalb lokal aus dem gestreckten Verlauf des Muskels ausbiegen. In Fig. 74 sind die Verschiedenheiten in der Kontraktion weit bedeutender; es hat sich hier der mittlere Teil der Fibrillen stark verkürzt, an der Peripherie jedoch ist aus unbekannten Gründen die Kontraktion lokal nicht eingetreten oder viel unvollkommener, deshalb treten wellen-, ja selbst zapfen- und dornenförmige Erhebungen über das Niveau jener Fibrillen hervor. Dabei findet entweder ein allmählicher Übergang von den verkürzten zu den weniger oder nicht verkürzten Fäden statt (siehe unteren Abschnitt der Figur), oder Bündel der letzteren erheben sich bogenförmig, isoliert über die Oberfläche. An noch anderen Stellen scheint überhaupt eine Zerreißung von Fibrillen eingetreten zu sein, wenigstens kann man an manchen der spitzesten Dornen nicht das Eintreten und Wiedezurückkehren der Fibrillen beobachten. — Allein durch die Annahme einer Faserstruktur in den Muskeln läßt sich eine derartige anormale Ausbildung erklären. Erachte ich den Muskel als völlig homogenes Gebilde, so ist es ungreiflich, wie Teile desselben sich weniger kontrahieren sollten, als andere, da sie ja in unmittelbarstem Zusammenhang stehen. Daß indessen diese Fibrillen, die notwendigerweise vorhanden sein müssen, mit Linen identisch sind, folgt aus diesen Befunden nicht; darüber gaben uns Figuren wie 17 und 19 jedoch sicheren Aufschluß, und so dürfen wir den gleichen Ursprung auch wohl für die hier beschriebenen Fibrillen in den Muskeln behaupten. In Fig. 75 ist ein Teil eines gleichfalls anormal beschaffenen Stamm-muskelbandes von der im I. Teil der Arbeit angeführten, unbestimmten Agalmide wiedergegeben. Auch hier sehen wir deutlich die mittleren Fibrillen, die im Band gut zu erkennen sind, gestreckt, nach außen zu eine Anzahl aber gekrümmt verlaufen. Es ergeben sich so zackenförmige Vorsprünge am Umriß des Bandes, die aus Verschiedenheit der Kontraktion der Muskelfibrillen leicht sich erklären.

Im Entoderm finden sich auch in die Tiefe gesunkene Zellen, die denen des Ektoderms entsprechen (siehe Fig. 64). Ob sie gleichfalls in die Gallerte wandern und sich zu Spicula umbilden, konnte ich nicht feststellen.

**Litteratur.** Histologische Angaben über *Alcyonium* mangeln fast ganz; ich konnte wenigstens trotz eifrigen Nachsuchens nur bei DANIELSEN (10) eine Vermutung über die Abstammung der Spicula finden, auf Grund der Lagebeziehung; auch dieser Forscher leitet sie von Ektodermzellen her. Die Bestimmung der Species erfolgte nach v. KOCH's (18) ausführlicher Habitusbeschreibung.

## F. Hexactinla.

### *Adamsia Rondeletii* ANDR.

Auch bei dieser Anthozoe gelang es mir nicht, trotz genauer Einhaltung der von den Gebr. HERTWIG (16) angegebenen Regeln, eine gute Konservierung der Mundscheibe zu erzielen. Indessen war es mir auch nicht möglich, sehr viel Zeit auf die Versuche zu verwenden; die geplante Untersuchung der Nervenschicht mußte deshalb unterbleiben, mir um so unerwünschter, als die HERTWIG's große Ganglienzellen aus ihr beschreiben. Die von mir gezeichneten Ganglienzellen stammen von den Tentakeln. — Die außerordentlich langen und dünnen Zellen des Ektoderms entsprechen dem in Fig. 71 von *Alcyonium* dargestellten Elemente des gleichen Ortes. Der längliche Kern zeigt das Chromatin zu meist auf eine Randschicht beschränkt; Klumpen im Innern oder isolierte Körner sind vor allem in den, wie geschrumpft erscheinenden, Kernen der Sekretzellen (Figg. 80 u. 81) kaum zu erkennen. Das Protoplasma ist in den Deckzellen fast überall stark modifiziert. Oft trifft man nur peripher, basal und in der Kerngegend maschiges Gerüst (Fig. 76); wenn es, wie in Fig. 77, fast in der ganzen Zelle sich vorfindet, ist es ein durchaus lockeres und entbehrt der Parallelstruktur und der Polylinenbildungen. Allein in der Sinneszelle (Fig. 78) scheint die Vereinigung des Gerüsts, das peripher noch zur Not erkannt werden kann, zu einem einzigen Polylinon, in dem nur durch den Kern eine Anschwellung eintritt, sich vollzogen zu haben; wir sehen einen homogenen Faden, der sich am oberen Ende in einige Maschen auflöst und sich basal in gleich homogene, dünnere Fortsätze, die ganz außerordentliche Feinheit (wie bei *Carmarina* im Nervenring) gewinnen können,

zerteilt. Wo in den Deckzellen (Fig. 76) das Maschenwerk nicht zu konstatieren ist, erblicken wir das Protoplasma zu flächenartigen Bildungen zusammengeschrumpft, die in der Längsrichtung Falten aufweisen. Basal und peripher zeigt sich durch allmähliches Deutlichwerden von Linen, daß jedenfalls auch die abgeplatteten Stellen Gerüst enthalten, wahrscheinlich in der gleichen Weise, wie die schwimnhautartigen Parteen, die wir schon an so vielen anderen Zellen fanden. An Drüsenzellen finden sich, wie ja bekannt, sowohl Körnerzellen, als solche mit weitmaschigem Gerüst, deren Inhalt sich nicht färbt, vor. In den ersteren ist eine Parallelfaserung (Fig. 79) sehr deutlich ausgesprochen, in letzteren (Fig. 80) dieselbe lockere Gerüstanordnung, wie sie z. B. von *Pennaria* (S. 436, Fig. 51) beschrieben wurde. Nur der Unterschied liegt hier vor, daß unterhalb der becherförmigen Erweiterung die indifferente Gerüststruktur trotz der starken Verdünnung des Zellkörpers in der Längsachse eine Längsfaserung nicht im geringsten angedeutet zeigt, wie dies bei *Pennaria* zu beobachten war. — Im Ektoderm der Tentakeln beobachtete ich neben den geschilderten Zellen (zu denen noch die Nesselzellen kommen) Elemente, welche ich zuerst für Drüsenzellen hielt, da ihr homogener Inhalt sich färbte (Fig. 81). Während das Gerüst unterhalb des Kerns in der für die Anthozoen charakteristischen Weise ausgebildet war, bildeten die Linen oberhalb auffallende Verschlingungen. Hier befand sich auch die sich tingierende homogene Substanz; in der Gegend des Kerns verliert sich das Tinktionsvermögen, ohne daß eine scharfe Grenze zu konstatieren wäre. Dies ist jedoch an anderen, ganz ähnlichen Gebilden der Fall; in Figg. 82 und 83 zeigt sich der gefärbte Zellteil, der zugleich die eigentümlich verschlungenen Fasern enthält, scharf begrenzt. Seine Gestalt ist wechselnd, aber immer ausgesprochen cylinderförmig: das interessanteste in den Gebilden ist aber die Verteilung des Gerüsts. Es läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß der Innenraum nur von der homogenen Masse erfüllt ist: die Fasern umspinnen ihn oder vielmehr seine Wandung, denn die scharfe Grenze nach unten deutet auf das Vorhandensein einer Membran. Ganz unzweideutig beweist dies Fig. 84, wo ein Teil des tingierten Raumes scharf und sehr regelmäßig umflossen von Fasern nicht umspunnen, sich darstellt, während die übrige Partie der Kapsel von den Fasern in Spiralschlingungen umzogen wird. An diese veränderten Bilder erinnerte mich sehr an die Nesselzellen, deren Form ich bei *Forcipula* beschrieben habe: Überdies stimmte die Form

des scharf umgrenzten Raumes in Fig. 84 ganz mit der der fertigen Nesselkapseln der *Adamsia* überein. Im Innern jenes zeigte sich nicht das Geringste, was auf einen Schlauch hätte bezogen werden können; nur homogenes Sekret erfüllte ihn. Aus diesen Befunden glaube ich auch bei den Anthozoen auf eine Entstehung des Nesselschlauches außerhalb der Kapsel schließen zu dürfen; ich nehme dabei an, daß die Fasern, welche den sekretgefüllten Raum umwinden, in gleicher Weise, wie die Fasern, welche in den ersten Entwicklungsstadien bei *Forskalea* die Kapsel symmetrisch umspinnen, zu deuten sind, d. h. zur Ausbildung des Schlauches dienen. Indessen teile ich diese Auffassung nur unter allem Vorbehalte mit, denn die Befunde aus so wenigen Bildern sind für die Deutung nicht genügend; eine ausführlichere Untersuchung war mir aber unmöglich.

Wir finden bei *Adamsia* aber nicht bloß Elemente, welche in der Struktur von denen der Hydroiden sich wesentlich unterscheiden; es giebt auch Zellen, die, bei entsprechender Funktion, die völlig gleiche Linaranordnung aufweisen. Betrachten wir nämlich die Ganglienzellen der Tentakeln, von denen 2 in Figg. 85 und 86 wiedergegeben sind, so erkennen wir genau die gleichen, bekannten Verhältnisse, wie wir sie bei den Hydroiden fanden. Die Ganglienzellen entsprechen in ihrer Form und Struktur ganz und gar dem in Fig. 34 (*Carmarina*) gezeichneten Typus; sowohl Zellkörper wie Ausläufer zeigen gestreckte Fibrillen, die von indifferenten durchflochten werden, und in den feineren Fortsätzen kommt es zur Polylinenbildung, genau wie bei den Hydroiden. Auch in den Kernen entsprechen sie diesen, denn innerhalb der kugeligen oder ellipsoidischen Wandung, die mit indifferentem Maschenwerk erfüllt ist, findet sich das Chromatin in Körnern gleichmäßig verteilt und auch zu einem Nucleolus vereinigt.

Ich glaube, aus diesen verschiedenartigen Befunden den Schluß ziehen zu dürfen, daß die Abweichungen einzelner Elemente (Deck- und Gallertzellen [bei *Alcyonium*] vor allem) von der Struktur, wie sie bei den Hydroiden so allgemein verbreitet ist, sekundär erworbene sind. An manchen entsprechenden Gebilden finden wir Übereinstimmung (Ganglien- und körnige Drüsenzellen); von prinzipiellen Differenzen in der Anordnung und Ausbildung des Maschenwerkes im Protoplasma und Kern kann also nicht die Rede sein. Die muskelfreien Deckzellen, wie die anderen abweichenden Zellen, mußten sich jedenfalls bestimmten Verhältnissen anpassen, welche bei den Hydroiden sich nicht bemerkbar machen,

aber auch bei den Acraspeden auftreten. Darüber Ansichten aufzustellen, wäre aber nur an Hand eines reichlichen Materials möglich.

Fig. 87 stellt eine Muskelzelle aus dem Entoderm der Septen dar, welche in überraschend klarer Weise die Fibrillarstruktur der kontraktilen Substanz zeigt. Diese ist lokal aufgelockert, und man nimmt deutlich wahr, wie die homogene Faser sich in eine Menge parallel ziehender Fibrillen zerlegt, welche später wieder zusammentreten. Jedenfalls repräsentiert dieser Befund eine anormale Ausbildungsweise, aber, wie wir schon öfters gesehen haben, sind diese für die Erkennung der Struktur außerordentlich aufschlußgebend und lehrreich.

Litteratur. Meine Beobachtungen fügen denen der HERTWIG's (16), VON HEIDER's (14), WILSON's (25), MAC MURRICH's (20) u. a. nur betreffs der Strukturfragen und der Nesselzellentwicklung Neues zu. In Bezug auf letztere weicht meine Darstellung wesentlich von der WILSON's ab, da dieser für *Hoplophoria coralligena* die intrakapsuläre Entwicklung des Nesselschlauches angiebt. Nach ihm enthalten die jungen Nesselzellen eine fein granuläre Substanz, die sich intensiv mit Hämatoxylin färbt. Jede Kapsel zeigt auch noch eine Anzahl großer Körner. In anderen ist der Inhalt flüssig, aber er enthält einen oder zwei kurze, unregelmäßige Fäden. WILSON glaubt, daß diese aus den Körnern hervorgehen und daß diese auf Kosten des fein-granulären Inhalts wachsen und eine Kette bilden. Dabei verflüssigt sich der Kapselinhalt und die Kette wird zum glänzenden Faden. — Diese Anschauung enthält das Neue, daß sie den Schlauch aus Sekret, das vom Protoplasma isoliert ist, hervorgehen läßt, während sonst allgemein jener als durch Einwucherung und Umbildung von Protoplasma entstehend angenommen wird.

### G. Ctenophoren.

R. HERTWIG (17) nimmt in Gegensatz zu EIMER (11) und CHUN (5) das Vorhandensein nervöser Elemente in der Gallerte der Ctenophoren an, und ich teile diese Ansicht vollkommen, auch in Hinsicht auf die so bezeichneten Zellen. In Fig. 88 (*Eucharis multicornis*) sehen wir derartige Elemente und typische Muskelfasern in Zusammenhang. Es liegt zwischen beiden der Unterschied vor, daß letztere meist kräftige Stränge bilden und nur an den Enden sich in dünnere Fäden, die besenreiserartig auseinandergehen



zerlegen, während erstere sehr zarte Fasern darstellen, die überall im Verlauf Ausläufer abzugeben vermögen. Beide Elemente lassen meist von Struktur nichts erkennen; sie erscheinen homogen, besitzen an den Punkten, wo Kerne ihnen angefügt sind, gewöhnlich etwas indifferentes Protoplasma und können durch Brückenbildung auch mit ihresgleichen in Verbindung treten. Doch bemerkt man an den Ganglienzellen hie und da Varikositäten, auch an Abgangsstellen der Fortsätze ist die Fasersubstanz lockerer. Es zeigt sich hier, daß die homogene Nervenfaser aus feinsten Fibrillen besteht, die jedenfalls völlig parallel ziehen, denn in den varikösen Anschwellungen kommt es nur zu unbedeutender Verschlingung der Linen. Wenn ein Fortsatzende an eine Muskelfaser herantritt, erscheinen die Fibrillen jenes gelockert; sie gehen direkt in das Protoplasma der an den Vereinigungsorten mit Kernen versehenen Muskelfasern über. Bei *Beroe ovata* ist dies besonders klar zu ersehen. Wie bekannt, liegen hier die Kerne und undifferenziertes Protoplasma im Innern der aus zarten, ganz gestreckt und parallel ziehenden Fibrillen bestehenden, kontraktilen Substanz der Muskelzellen. Bei Zusammentritt von diesen und Ganglienzellen (Fig. 89) erhebt sich indifferentes Protoplasma bis an die Peripherie der kontraktilen Masse und geht direkten Fädenaustausch mit den aufgelockerten Enden der nervösen Fasern ein. Interessant ist hierbei, daß einzelne Fäden letzterer auch in das Sarkolemm der Muskelzelle überzugehen scheinen. Vielleicht läßt sich hieraus auf ein Neurolemm der Ganglienzellfortsätze schließen; auch könnte man auf die Beschaffenheit der Hüllen nach Art anderer Membranen folgern, obgleich an isolierten Sarkolemmstücken von einer Faserstruktur nichts Sicheres nachzuweisen ist.

Mit Pikrokarmin färbt sich die kontraktile Substanz lebhaft gelblichrot; auch hier werden wir diese Tinktion aus der Beschaffenheit des Kittes der zarten Fibrillen erklären dürfen. An den dreieckigen Verbindungsstücken (90) mehrerer Muskelfasern und den Enden dieser, wo sie in eine Menge feinerer Fasern dichotomieren (Fig. 91), kommt es zur Bildung zarter, schwimnhautartiger Partien, in welche einzelne der gestreckten Fibrillen einstrahlen und so eine zarte Maschenstruktur in ihnen bewirken. In derartigen flächenhaften Bildungen liegen häufig, wie bekannt, Kerne; deren Struktur ist die bekannte, oben oft geschilderte.

Isolierte Linen von ganz enormer Länge finden sich in den Ruderplättchen. Es bestehen diese, wie bekannt, aus sehr feinen, oft kaum zu verfolgenden Wimpern, die, untereinander

verklebt, hohen Epithelzellen aufsitzen (Fig. 92). In diesen ist eine Längsfaserung deutlich ausgeprägt; außer den längsverlaufenden Linen finden sich, wie bei den Hydroiden in ähnlichen Gebilden, noch indifferente. Erstere durchsetzen die Cuticula und ragen als die erwähnten Wimpern nach außen. Es ist dies mit größter Sicherheit nachzuweisen und stellt die kontraktile Natur der Linen im Protoplasma über jeden Zweifel.!

---

### Kurze Übersicht der Befunde über die Struktur der Gewebselemente.

A) An den Muskeln: Muskelbildungen können in jeder Region der Zelle auftreten, sowohl basal (Fig. 53), wie epithelial (Fig. 17), oder central (Fig. 18); sie sind entweder ganz von Protoplasma eingehüllt (Fig. 18) oder nur teilweise (Fig. 53) oder gar nicht (Fig. 89). Wie es sich in einzelnen Fällen bestimmt nachweisen, in anderen wahrscheinlich machen ließ, bestehen die Muskeln aus gestreckten, parallel angeordneten Linen, welche durch eine spezifische Kittmasse verbunden sind; diese Vereinigung kann bald lose (Fig. 18 im II. u. 42 im I. Teil), bald sehr innig (Fig. 89, 20) sein. Entsprechend der Arbeitsleistung der Muskeln — durch Kontraktion 2 Punkte, zwischen denen sie sich ausspannen, einander zu nähern —, vermissen wir Seitenzweige, die unter rechtem oder fast rechtem Winkel vom Muskel abgehen, durchaus, während dichotomische Endverzweigungen der Kontraktionsfähigkeit keinen Abbruch thun. In dieser Eigenschaft haben wir ein gutes morphologisches Unterscheidungsmerkmal der Muskeln von den Nervenfasern (siehe weiteres bei Ganglienzellen). — Der Unterschied der glatten von der perlschnurartigen Muskulatur ist für die Charakteristik der Muskeln überhaupt ganz bedeutungslos (s. S. 440).

B) An Stütz- und elastischen Bildungen: Zur Stützleistung dienen entweder Teile der Zellen oder diese ganz oder kernlose Gebilde. Zu ersteren gehören neben vielen Membranen (z. B. Kernmembranen, siehe hierzu meine Untersuchungen über die Zelle [24], S. 35 u. a.) vor allem die Poly-

linenbildungen der Stützzellen (Figg. 56, 26); zu den zweiten die Spicula (Figg. 68—70), zu den letzteren die Stützlamellen und elastischen Fasern. Für alle diese Gebilde ließ es sich beweisen oder wahrscheinlich machen, daß sie aus verklebten Linen bestehen; während diese Verklebung bei den nur stützleistenden Elementen aber eine einheitliche Anordnung der Linen nicht voraussetzt, ist dies für jene, welchen auch Elastizitätsvermögen innewohnt, Vorbedingung. Daher sind die Linen in den elastischen Fasern und Stützlamellen parallelfaserig angeordnet; in letzteren lassen sich oft verschiedene Fasersysteme nachweisen (Fig. 60. im I. Teil). Die Muskeln sind von Stützausläufern durch die regelmäßige strukturelle, wie morphologische Ausbildung leicht zu unterscheiden; von den elastischen Fasern in allen Fällen nur durch die Tinktion, denn auch die kontraktile Faser kann des Zusammenhangs mit Zellen entbehren, und die elastischen halten ebenfalls in vielen Fällen eine gerade Verlaufsrichtung inne und entbehren der Seitenzweige. Ihre Arbeitsleistung besteht darin, die einmal gegebene Form zu wahren; ist also der gestreckte Verlauf der ursprüngliche, so wird die Faser, bei durch Druck herbeigeführten Abweichungen, in jenen zurückzukehren, sich bemühen; ist er hingegen ein durch Zug erzwungener, so ist es das Bestreben der Faser, sich wieder in Windungen zu legen. Da in diesen, wie in den Muskelfasern, Linen und zwar in gleicher Anordnung sich vorfinden, so kann die verschiedene Leistungsfähigkeit beider Elemente nur aus der Beschaffenheit des Kittes resultieren (siehe bei indifferenten Zellen).

C) An den nervösen Elementen: Diese sind Zellen, welche in toto (die Kerne selbstverständlich ausgenommen) einer einzigen Funktion, der Reizübertragung, dienen. Da auch indifferentes Protoplasma diese Fähigkeit besitzt, so kann in den besonderen Gerüstanordnungen kein charakteristisches Merkmal gesehen werden; der Reiz wird in der Zwischenmasse sich ausbreiten und um so schneller in einer Richtung fortschreiten, je mehr sich der Zellkörper in dieser entwickelt, je strangartiger er ausgebildet ist. Wichtig zur Erkennung von Ganglienzellen erscheint also die Form derselben, die jedoch in den Extremen der indifferenten Zelle mit pseudopodienartigen Ausläufern und der Muskelzelle mit parallelfaseriger Substanz sich nähern kann (Ctenophorengallerte). In letzterem Falle ist die Abgabe seitlicher Ausläufer unter jedem Winkel allein

entscheidend. Durch Nachweis von spezifischen, zur Reizleitung besonders geeigneten Substanzen in der Grundmasse (wahrscheinlich in Riesenzellen des Forskaleastammes, doch auch in anderen Ganglienzellen, die, mit Osmiumsäure behandelt, sich stärker schwärzen als andere Elemente) ist die Natur der Ganglienzellen am sichersten festzustellen. Auf Anwesenheit solcher homogenen Substanzen und Verquellung derselben bei Reagentieneinwirkung beruht jedenfalls auch die Varikositätenbildung.

D) An den drüsigen Elementen: Diese sind charakterisiert durch die reichliche Anwesenheit homogener Substanzen zwischen den Linen des Gerüsts. Die Anordnung desselben ist eine sehr wechselnde (selbst in Zellen, welche dasselbe Sekret abscheiden, siehe hierzu meine Befunde an Hydra, S. 330 von Arbeit 23), folglich für die Abscheidung der Sekrete ganz unwesentliche. Diese erfolgt in der Grundmasse; es treten hier die Sekrete als Körner, Ballen und formlose Massen auf. Wie es scheint, sind letztere oft als sekundäre Vereinigungen ersterer aufzufassen.

E) An den Nesselzellen: Dies sind Sekretzellen, in welchen eine plötzliche Sekretentladung durch Apparate, die aus dem Gerüst hervorgingen, erfolgt. Als letztere finden sich stets die Nesselkapseln mit 2 Wandungen und einer schlauchförmigen Verlängerung, welche außerhalb der Kapsel angelegt (wenigstens in den von mir beobachteten Fällen), in diese eingestülpt (wodurch ist fraglich) und bei der Entleerung vom Sekret mit diesem ausgepreßt wird (um eine Wirkung jenes auf größere Entfernung hin zu ermöglichen); dann in vielen Fällen muskulöse Membranen, im Umkreis der Kapseln und Stile, die an die Stützlamelle treten. CHUN's (6) bedeutungsvoller Nachweis quergestreifter Muskulatur in diesen Gebilden läßt die Entleerung des Sekretes durch Funktion der genannten Linargebilde unzweifelhaft erscheinen. Bei Mangel an umgebenden Membranen und Stilen wäre das kontraktionsfähige Element jedoch allein in der äußeren Kapselwandung zu suchen, da die Struktur der inneren Wand sie zur Äußerung dieser Funktion nicht befähigt (siehe oben im I. Teil dieser Arbeit).

F) An indifferenten Zellen: Sie sind charakterisiert durch völlige Gleichartigkeit in der Beschaffenheit des Proto-

plasmas. Die leicht geschlängelten, gegenseitig im Verlauf aneinander angepaßten Linen durchsetzen eine anscheinend homogene Grundmasse; Veränderungen in der Gerüstanordnung und Beschaffenheit der Grundmasse sind nur vorübergehende und Ausdruck von Bewegungen der Zelle (z. B. die Streckung einzelner Fasern in den Fortsätzen). Werden sie zu dauernden, so nimmt die Zelle den Charakter eines der oben erwähnten Elemente (oder anderer, die in dieser Arbeit nicht behandelt wurden) an. Sie sind sammt und sonders von indifferenten Zellen abzuleiten, denn die Zellen der Blastula sind gleichfalls derartige (die epitheliale Lage widerstreitet dem Charakter des indifferenten Elements ganz und gar nicht). Betrachten wir nun kurz, wie diese Umbildungen sich vollziehen mögen<sup>1)</sup>.

Zuerst muß ich meine Charakteristik der indifferenten Zelle noch erweitern. Auf Grund der ALTMANN'schen (1), MAGGI'schen (21), ZOJA'schen (26) und der Befunde anderer Forscher gestaltet sie sich folgendermaßen:

Die indifferente Zelle besteht aus dem Linarmaschenwerk, welches das bewegungsfähige Element darstellt, und einer Unmenge von Granula, welche die Umsetzung der Nährstoffe und Sekretabscheidung besorgen. Die Lücken zwischen beiden werden von Sekreten der Granula und den Umsetzungsprodukten ausgefüllt (= Grundsubstanz). (Die Granula sind als Zoa = einfachste Lebewesen [siehe meinen Aufsatz im Biologischen Centralblatt, Bd. XI, Nr. 24] oder als Konglomerate derselben, die Linen als reihenförmige Vereinigungen solcher aufzufassen.) Die Umbildung der indifferenten Zellen in spezifisch leistungsfähige Elemente geschieht durch Anpassung beider Zellsubstanzen (der Kern ist hiervon ganz ausgenommen).

Ein Muskel entsteht durch Streckung, Parallelanordnung und Isolierung eines kleineren oder größeren Teils, vielleicht auch aller, Linen des Protoplasmas und durch Abscheidung einer Kittmasse seitens der Granula, deren Bedeutung für die Kontraktion ganz nebensächlich ist und nur den Zusammenhalt der Linen (wohl auch die Reizübertragung) besorgt.

---

1) Ich mache die folgenden Angaben nur, um diese Arbeit so vollständig, als möglich zu gestalten; es kann wohl sein, daß betreffs mancher Einzelheiten Irrtümer vorliegen, der Gedanke aber der Ableitung überhaupt ist zweifellos richtig, und man wird sich diese kaum einfacher, als die folgenden Bemerkungen es übersichtlich zusammenstellen, denken können.

Elastische Gebilde entstehen durch Streckung und Parallelanordnung der Linen in einem oder mehreren Systemen und durch Abscheidung einer Kittmasse von seiten der Granula, welche die Kontraktion der Linen unmöglich macht; die parallel-faserige Linenanordnung bedingt im Verein mit der Beschaffenheit der Kittmasse das Elastizitätsvermögen des ganzen Elementes. Bei reinen Stützbildungen ist die Anordnung des Gerüstes eine verschiedenartige, nicht einheitliche (z. B. in den Spicula); hier ist nur die Solidität der Bindemasse maßgebend.

Nervöse Elemente entstehen zwar durch Arbeitsleistung der Linen, denn die kompakten Zellkörper werden in langgestreckte Leitbahnen übergeführt; für die Reizleistung speziell ist die Bewegung der Linen aber bedeutungslos, denn jene wird zweifellos durch eine besonders hierzu geeignete Zwischenmasse vermittelt, die von den Granula abstammt (bei den ursprünglichsten Ganglienzellen dient vielleicht einfach die gewöhnliche Zwischenmasse als Reizleiter). Die jeweilige Anordnung der Linen ist eine Folge ihrer Arbeitsleistung, durch welche die geeignete Form der Zelle sich ergab; als solche ist die strangförmige zu betrachten, da sie die möglichst geringe Schwächung des Reizes (wie sie durch Zerstreuung auf große Protoplasmamassen bedingt würde) und die Übertragung des Reizes auf möglichst viel Zellen erlaubt.

Drüsenzellen entstehen durch reiche Sekretabsonderung der Granula; die Gerüstveränderungen dabei sind Folgen derselben und nur für die morphologische Charakteristik von Bedeutung. Man kann die Sekretzellen als Gegenstücke der Muskelzellen auffassen; bei diesen ist die Anordnung der Linen das Wichtige, dagegen die Abscheidung der Kittmasse durch die Granula von sehr nebensächlicher Bedeutung; in den Drüsenzellen ist umgekehrt die Arbeit der Granula wesentlich, die Gerüstanordnung unwesentlich.

Nesselzellen, die kompliziertesten Elemente der Coelenteraten, entstehen durch intensive Thätigkeit von Granula (Abscheidung des Nesselsekretes) und gesetzmäßige Anordnung eines Teils der Linen. Denn wenn wir die äußere Kapselwand für kontraktionsfähig ansehen, so müssen wir in ihr eine besondere Linaranordnung annehmen (vielleicht ringförmig die innere Wand umspannend). In dieser Verteilung der Funktion auf Gerüst und Sekret entsprechen die Nesselzellen den elastischen Gebilden, bei welchen Kitt und Parallelanordnung der gestreckten Linen Bedingung zur Arbeitsleistung des Ganzen ist; nur liegt der Unter-



schied vor, daß die Nesselzellen auf Reize, also gewissermaßen aktiv, funktionieren — die Muskeln der Wandung kontrahieren sich, und das Sekret lähmt oder tötet das Beuteobjekt —, in den elastischen Gebilden aber Kitt wie Fasern nur auf mechanische Einflüsse, also in passiver Weise, reagieren.

Erwähnt sei noch zum Schluß, daß ich mir die Abscheidung der verschiedenen Zwischensubstanzen nicht von ein und derselben Art Granula vollzogen denke, sondern annehme, daß wir aus den Differenzen jener auf Unterschiede in der Beschaffenheit dieser schließen können. In der indifferenten Zelle müssen diese bereits angedeutet sein, denn bei der raschen Entwicklung des Tiers aus den Furchungszellen kann eine Anpassung sich nicht vollziehen; den Anforderungen entsprechend, wird später nur die Zahl der gerade geeigneten Granula in den verschiedenen Elementen die der andern überwiegen.

---

## Litteraturverzeichnis.

---

### Erster Teil.

1. BEDOT, M., Recherches sur les cellules urticantes. 1. Véléllides — Physalides. Recueil z. Suisse, T. 4, S. 51—70.
2. CHUN, C., Zur Morphologie der Siphonophoren. Zool. Anz., 10. Jahrg.
3. — — Die canarischen Siphonophoren; I. Stephanomyes superba etc. Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft, 1891.
4. CLAUS, C., Über Halistemma tergestinum n. sp. Arbeiten aus d. zool. Institut z. Wien, 1878.
5. HERTWIG, O. u. R., Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, 1878.
6. JICKEL, C. F., Der Bau der Hydropolypen. I. u. II. Morphol. Jahrbuch von GEGENBAUR, Bd. 8.
7. KLEINENBERG, N., Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, 1872.
8. KOELLIKER, A., Die Schwimmpolypen der Siphonophoren von Messina. Leipzig, 1853.
9. KOROTNEFF, Zur Histologie der Siphonophoren. Mitteilung d. Zool. Station Neapel, Bd. 5, H. 2.
10. LEUCKART, R., Zoologische Untersuchungen, I. Über Siphonophoren, 1853.
11. MÖBIUS, Über den Bau etc. der Nesselkapseln. Abhandl. des naturw. Vereins zu Hamburg, 1866.
12. NUSSBAUM, M., Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie, II. Hydra. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 29.
13. SCHNEIDER, K. C., Histologie von Hydra etc. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 35.
14. — — Untersuchungen über die Zelle. Arbeiten aus dem zool. Institut Wien, T. 9, H. 2.
15. WILSON, H. V., The structure of Cunoctantha octonaria etc. Studies of the biol. laboratory J. Hopkins university, T. IV.
16. — — On a new Actinia, Hoplophoria coralligens. Ebenda.
17. ZOJA, R., Alcune ricerche morfologiche etc. nell' Hydra. Bollet. scientif., Nr. 3 e 4, Anno XII.

18. HAECKEL, E., Report on the Siphonophores collected by H. M. S. „Challenger“ during the years 1873—1876. In: Rep. Challenger, Vol. 28.

19. CHUN, C., Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten. Zool. Anz., Nr. 99, 1881.

### Zweiter Teil.

1. ALTMANN, Elementarorganismen. Leipzig 1890.

2. BEDOT, M., Recherches sur l'organe central et la système vasculaire des Vélèles. Recueil z. Suisse, T. 1, 1884.

3. BÜTSCHLI, Über die Struktur des Protoplasmas. Verhandl. des Naturw.-med. Vereins zu Heidelberg, Bd. 4, H. 3.

4. COHN, H. W., und BEYER, H. G., The nervous system of Porpita. Studies from the biolog. laboratory. John Hopkins university, Vol. 4, Nr. 2.

5. CHUN, C., Die Ctenophoren des Golfs von Neapel etc. Leipzig 1880.

6. — — Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten. Zool. Anz. Nr. 99, 1881.

7. — — Die Gewebe der Siphonophoren II. Zool. Anz. 1882, Nr. 117.

8. CLAUS, C., Über Halistemma tergestinum n. sp. Arbeiten aus d. zool. Institut zu Wien 1878.

9. — — Untersuchungen über Charybdea marsupialis. Ebenda.

10. DANIELSEN, Alcyonida. Den norske nordhavs-expedition. 1887. Christiania.

11. EIMER, TH., Zoologische Studien auf Capri. I. Über Beroe ovata. Leipzig, 1878.

12. HAMANN, O., Studien über Coelenteraten. Jenaische Zeitschrift, Bd. 15.

13. — — Die Mundarme der Rhizostomeen etc. Ebenda.

14. VON HEIDER, A., Sagartia troglodytes Gosse, ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. Sitzungsber. Wiener Akad., I. Abt., 1877, S. 385.

15. HERTWIG, O u. R., Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. 1878.

16. — — Die Aktinien. 1879.

17. HERTWIG, R., Über den Bau der Ctenophoren. 1880.

18. VON KOCH, G., Die Alcyonaria des Golfs von Neapel. Mitteil. Zool. Station Neapel, Bd. 9.

19. KOBOTNEFF, Zur Histologie der Siphonophoren. Ebenda, Bd. 5, H. 2.

20. MAC MURRICH, The Actinaria of the Bahama islands. Journal of Morphology Boston, Vol. 3.

21. MACER, I plastiduli nei Ciliati e i plastiduli liberamente viventi. Att. della soc. it. di scienze naturali, Milano 1878.

22. RABL, C., Über die Prinzipien der Histologie. Verhandl. Anatom. Gesellschaft, III. Versamml., Berlin 1889, S. 39.

23. SCHNEIDER, R. C., Histologie von Hydra etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 35.

24. — — Untersuchungen über die Zelle. Arbeiten a. d. zool. Institut Wien, T. 9, H. 2.

25. WILSON, H. V., On a new Actinia, Hoplophoria coralligens. Stud. of the biol. laborat. J. Hopkins university. T. 4.

26. ZOJA, R. e. L., Intorno ai plastiduli fusciofilii. Memorie del R. istituto Lombardo di scienze e lett., Vol. 16.

---

### Tafelerklärung.

---

#### Tafel X. Figur 1—26.

Fig. 1. Forskalea contorta. Ektoderm des Polypen: Epithel von der Mitte des Mauerblattes; Übersichtsbild.

Fig. 2 u. 3. Forskalea contorta. Ektoderm des Polypen: Ganglienzellen; Umrißzeichnungen.

Fig. 4—16. Forskalea contorta. Ektoderm des Polypen: Jugendstadien der großen ovalen Nesselkapseln aus dem basalen Wulste; sie sind dem wahrscheinlichen Entwicklungswege gemäß angeordnet; die mit *w* bezeichneten Stellen beziehen sich auf die Widerhaken.

Fig. 17 u. 18. Forskalea contorta. Ektoderm des Polypen: Stützzellen aus dem basalen Wulste.

Fig. 19. Forskalea. Entoderm des Polypen: isolierte Epithelmuskelzelle (Nährzelle).

Fig. 20. Forskalea contorta. Entoderm des Polypen: Nährzelle und Drüsenzelle in natürlicher Aneinanderlagerung von oben gesehen.

Fig. 21. Forskalea contorta. Entoderm des Polypen: isolierte Drüsenzelle.

Fig. 22 u. 23. Forskalea contorta. Entoderm des Polypen: indifferente Zellen.

Fig. 24. Forskalea. Querschnitt des Fangfadens; Orientierungsbild.

Fig. 25. Forskalea. Fangfaden: durch Maseration isoliertes Längsstück, etwa einem Längsschnitt entsprechend; man sieht eine leistenartige Erhebung der Stützlamelle von der Seite, zugleich die Fortsätze letzterer in den mit Entodermresten ausgekleideten inneren Kanal.

Fig. 26. *Forskalea contorta*. Fangfaden: genaues Bild einer Stützlamellenleiste von der Seite gesehen; daneben isolierte (abgesprengte) Fasern.

Tafel XI. Figur 27—49.

Fig. 27. *Forskalea contorta*. Fangfaden: Entodermsyncytium, wie es zwischen den inneren Fortsätzen der Lamelle liegt.

Fig. 28. *Forskalea contorta*. Fangfaden: Epithelfetzen mit jugendlichen Nesselzellen.

Fig. 29. *Forskalea contorta*. Fangfaden: jugendliche Nesselzellen.

Fig. 30. *Forskalea*. Nesselknopf: Stücke der elastischen Bandschlinge und elastische Fasern der oberen Fläche des Knopfes. Die Anordnung letzterer hat durch die Zerstörung des Knopfes sehr an Regelmäßigkeit verloren.

Fig. 31. *Forskalea contorta*. Nesselknopf: Stück des Angelbandes, z. T. aufgelöst in die es zusammensetzenden elastischen Fasern.

Fig. 32. *Forskalea contorta*. Nesselknopf: elastische Fasern mit Nesselzellen (kleinere Form).

Fig. 33. *Forskalea contorta*. Nesselknopf: Übersichtsbild des ganzen Knopfes.

Fig. 34. *Forskalea contorta*. Nesselknopf: Stück einer elastischen Faser des Endfadens.

Fig. 35. *Forskalea contorta*. Nesselknopf: isolierte große, ovale Nesselkapsel.

Fig. 36. *Forskalea contorta*. Nesselknopf: Teil einer solchen, um den Zusammenhang von Schlauch- und innerer Kapselmembran darzustellen.

Fig. 37. *Forskalea contorta*. Nesselknopf: kleinere Form der Nesselkapseln mit teilweise ausgestülptem Schlauche.

Fig. 38 u. 39. *Forskalea contorta*. Nesselknopf: große Form mit teilweise ausgestülptem Schlauche.

Fig. 40. Unbestimmte Agalmide. Nesselknopf: Übersichtsbild.

Fig. 41. Unbestimmte Agalmide. Nesselknopf: Teil des Angelbandes mit den elastischen Fasern und Zellen des Entoderms.

Fig. 42. Unbestimmte Agalmide. Nesselknopf: isolierte Muskelzelle.

Fig. 43. *Forskalea contorta*. Ektoderm des Stammes: Epithelfetzen von der Lateralfäche; Übersichtsbild von oben gesehen.

Fig. 44. *Forskalea contorta*. Ektoderm des Stammes: Epithelfetzen ebendaher von der Seite gesehen.

Fig. 45. *Forskalea contorta*. Ektoderm des Stammes: isolierte Epithelzelle von oben gesehen.

Fig. 46. *Forskalea contorta*. Ektoderm des Stammes: ganglienzellähnliche Epithelzelle.

Fig. 47. *Forskalea contorta*. Ektoderm des Stammes: Epithelfetzen der dorsalen Fläche von der Seite gesehen.

Fig. 48. *Forskalea contorta*. Ektoderm des Stammes: Epithelfetzen von ebendaher von oben gesehen.

Fig. 49. *Forskalea contorta*. Ektoderm des Stammes: zwei Elemente des subepithelialen, dorsalen Medianstreifens; die rechte Zelle mit einem, wohl durch Druck, ausgequetschten Protoplastropfen.

Tafel XII. Figur 50—63.

Fig. 50. *Forskalea contorta*. Ektoderm des Stammes: Riesensyncytium ebendaher in seinen Lagebeziehungen zum Epithel.

Fig. 51. *Forskalea contorta*. Ektoderm des Stammes: Ausläufer der Elemente des Medianstreifens in teilweiser Lagebeziehung zum Epithel.

Fig. 52. *Forskalea contorta*. Ektoderm des Stammes: isoliertes Längsmuskelband.

Fig. 53. *Apolemia uvaria*. Ektoderm der Polypen aus der Mundregion: Epithelmuskelzelle.

Fig. 54. *Apolemia uvaria*. Ektoderm der Polypen aus der Mundregion: Sinneszelle.

Fig. 55. *Apolemia uvaria*. Ektoderm der Polypen aus der Mundregion: Nesselzelle.

Fig. 56. *Apolemia uvaria*. Ektoderm der Tasterspitze: kleine Nesselzellform.

Fig. 57. *Apolemia uvaria*. Pneumatophore: ektodermale Epithelzelle von oben gesehen.

Fig. 58. *Apolemia uvaria*. Pneumatophore: Epithelfetzen des Ektoderms, Übersichtsbild von oben gesehen.

Fig. 59. *Apolemia uvaria*. Pneumatophore: Zelle aus dem Entoderm.

Fig. 60. *Apolemia uvaria*. Pneumatophore: Stück des inneren Ektoderms (Luftflasche) mit isolierter Lamelle.

Fig. 61. *Apolemia uvaria*. Ektoderm des Stammes: Epithelfetzen von der Seite gesehen; eine Zelle ist nach oben übergeschlagen, die langgestreckte, dünne nach unten.

Fig. 62. *Apolemia uvaria*. Ektoderm des Stammes: ganglienzellähnliches Element.

Fig. 63. *Apolemia uvaria*. Ektoderm des Stammes: zwei Epithelzellen zur Darstellung der intraprotoplasmatischen Muskelbildungen.

Tafel XIII. Figur 1—14.

Fig. 1. *Forskalea contorta*. Schwimmglocke: quergestreifte Muskelbänder aus der Subumbrella.

Fig. 2. *Verella spirans*: Stück des Scheibenrandes.

Figg. 3—5. *Verella spirans*. Ektoderm der Scheibe: Ganglienzellen.

Fig. 6. *Apolemia uvaria*. Pneumatophore: Ganglienzelle.

Figg. 7—9. *Forskalea*. Stamm: Riesenzellen.



Figg. 10, 11. *Veella*. Scheibe: Epithelzellen, 10 von oben, 11 von unten.

Figg. 12, 13. *Forskalea*. Stamm: Epithelzellen, 12 seitlich, 13 von oben gesehen.

Fig. 14. *Forskalea*. Stamm: peripherer Fortsatz einer Epithelzelle.

Tafel XIV. Figur 15 — 41.

Fig. 15. *Forskalea*. Stamm: basaler Fortsatz einer Epithelzelle.

Figg. 16, 17. *Apolemia*. Stamm: Epithelzellen, 17 mit Muskelbildungen.

Fig. 18. *Apolemia*. Stamm: Teil einer Epithelzelle mit Muskelbildung, stark vergrößert.

Figg. 19, 20. *Forskalea*. Stamm: Muskelbänder.

Figg. 21—23. *Carmarina hastata*. Gegend des Nesselwulstes: Stützlammelle, 21 von oben, 22 von unten, 23 seitlich gesehen.

Fig. 24. *Carmarina hastata*. Gegend des Nesselwulstes: Epithel über unterem Nervenring.

Fig. 25. *Carmarina hastata*. Gegend des Nesselwulstes: Aufsatz auf Stützlammelle.

Fig. 26. *Carmarina hastata*. Gegend des Nesselwulstes: Stützfortsatz der Epithelzellen des Nesselwulstes mit anhaftenden indifferenten Zellen.

Figg. 27—29. *Carmarina hastata*. Gegend des Nesselwulstes: Nesselzelljugendformen.

Fig. 30. *Carmarina hastata*. Gegend des Nesselwulstes: Epithelzelle der Subumbrella.

Figg. 31—38. *Carmarina hastata*. Gegend des Nesselwulstes: Ganglienzellen (oder Teile derselben) aus den Nervenringen.

Fig. 39. *Carmarina hastata*. Gegend des Nesselwulstes: Sinneszelle vom oberen Nervenring.

Fig. 40. *Apolemia*. Polyp: ektodermale Epithelmuskelzelle mit Ganglien- und Sinneszelle (Übergangsform zur G.-Zelle) aus Mundregion.

Fig. 41. *Apolemia*. Polyp: Sinneszelle der Mundregion.

Tafel XIV. Figur 42 — 71.

Fig. 42. *Carmarina*. Subumbrella: quergestreifte Muskelbänder.

Fig. 43. *Carmarina*. Umbrella: Plattenepithelzelle.

Fig. 44. *Carmarina*. Gallerte: elastische Faser.

Fig. 45. *Forskalea*. Nesselknopf: elastische Faser des Angelbandes.

Fig. 46. *Carmarina*. Tentakel: Nesselzelle.

Fig. 47. *Carmarina*. Tentakel: Nesselkapsel mit teilweise ausgestülptem Schlauch.

Fig. 48. *Carmarina*. Tentakel: Epithelzelle im Ektoderm.

Fig. 49. *Pennaria cavolini*: Ektodermfetzen des Mauerblattes.

Figg. 50, 51. *Pennaria cavolini*. Mundgegend des Entoderms: 50 Epithelzelle, 51 Drüsenzelle.

Figg. 52—54. *Pennaria cavolini*. Mauerblatt des Entoderms: 52 Epithelz., 53 Drüsenz., 54 Sinneszelle.

Fig. 55. *Apolemia*. Polyp: ektodermale Drüsenzelle aus Mundgegend.

Fig. 56. *Pennaria*. Tentakel: Entoderm.

Figg. 57, 58. *Pennaria*. Tentakel: Nesselzellen, 57 kleine, 58 große.

Figg. 59, 60. *Pilema pulmo*. Sinnesgrube: 59 Epithelz., 60 Sinneszelle.

Fig. 61. *Pelagia noctiluca*. Subumbrella: quergestreifte Muskelfaser.

Fig. 62. *Alcyonium acaule*. Mauerblatt: Ektodermzelle (Plattenepithel).

Fig. 63. *Apolemia*. Pneumatophore: Stück einer Entodermzelle.

Figg. 64 — 66. *Alcyonium*. Gallertzellen.

Fig. 67. *Alcyonium*. Zellklumpen aus Gallerte.

Figg. 68 — 70. *Alcyonium*. Entwicklung der Spicula.

Fig. 71. *Alcyonium*: Epithelzelle der Mundscheibe.

Tafel XVI. Figur 72 — 92.

Fig. 72. *Alcyonium*. Muskelzelle aus Entoderm.

Figg. 73, 74. *Alcyonium*. Anormal ausgebildete Teile entodermaler Muskelzellen.

Fig. 75. *Agaimide*. Stamm: Stück eines Muskelbandes.

Figg. 76, 77. *Adamsia Rondeletii*. Mundscheibe: Epithelzellen.

Fig. 78. *Adamsia Rondeletii*. Mundscheibe: Sinneszelle.

Figg. 79, 80. *Adamsia Rondeletii*. Mundscheibe: Drüsenzellen.

Figg. 81 — 84. *Adamsia Rondeletii*. Tentakel: Entwicklung der Nesselzellen.

Figg. 85, 86. *Adamsia Rondeletii*. Tentakel: Ganglienzellen.

Fig. 87. *Adamsia Rondeletii*: Entodermale Muskelzelle.

Fig. 88. *Eucharis multicornis*. Gallerte: Muskel- und Ganglienzelle in Verbindung.

Fig. 89. *Beroe ovata*. Gallerte: Muskel- und Ganglienzelle in Verbindung.

Fig. 90. *Beroe ovata*. Gallerte: Verbindungsstück zweier Muskelfasern.

Fig. 91. *Beroe ovata*. Gallerte: Ausläufer einer Muskelfaser.

Fig. 92. *Beroe ovata*. Wimperzelle aus Ruderplättchen.

Bezeichnungen, die für alle Figuren gelten:

Tafel X—XII.

*pr* = Protoplasma.

*k* = Kern.

*tr* = ausgetretene Protoplastropfen.

*pr. k* = Protoplastmakörner.

*chr. kl* = Chromatinklumpen.

*sb* = Sekretballen.

*mf* = Muskelfaser.

*mbil* = Muskelbildung.

*el* = elastische Faser.

*nk* = Nesselkapsel.

*nschl* = Nesselschlauch.

*äu. w* = äußere Kapselwandung.

*i. w* = innere Wand.

*schl. w* = Schlauchwand.  
*wi* = Widerhaken.  
*kn* = Knopf.  
*ep. z* = Epithelzelle.  
*b. f* = basale Fortsätze.  
*p. f* = periphere Fortsätze.  
*g. z* = Ganglienzelle.  
*gz. f* = Ganglienzellfortsätze.

*drz* = Drüsenzelle.  
*ec* = Ektoderm.  
*en* = Entoderm.  
*stl* = Stützlamele.  
*a* = Angelband.  
*ns. p* = Nesselzellpolster.  
*endf* = Endfaden.

Tafel XIII—XVI.

*l* = Linon.  
*pl* = Polylinon.  
*gl* = gestrecktes Linon.  
*gwl* = gewundenes Linon.  
*m* = Membran.  
*c* = Cuticula.  
*id. pr* = indifferentes Protoplasma.  
*schw* = schwimnhautartige, zarte, fast oder ganz strukturlose Protoplasmaschichten.  
*k* = Kern.  
*mf* = Muskelfaser.  
*mb* = Muskelband.  
*mbil* = Muskelbildung.  
*qu. mf* = quergestreifte Muskelfaser.  
*s. a. st* = substanzarme } Stellen  
*s. r. st* = substanzreiche } der qu. Mf.  
*wim* = Wimpern.

*sark* = Sarkolemm.  
*tr* = ausgetretne Tropfen der Interfilarsubstanz mit Gerüst.  
*pr. k* = Protoplasmakörner.  
*nah. k* = Nahrungskörper.  
*s. b* = Sekretballen.  
*pk* = Pigmentkörner.  
*nk* = Nesselkapsel.  
*nschl* = Nesselschlauch.  
*äu. w* = äußere Wandung.  
*i. w* = innere Wandung.  
*schl. w* = Schlauchwandung.  
*st* = Stil.  
*stf* = Stützfortsatz.  
*iz* = indifferente Zellen.  
*gz* = Ganglienzellen.  
*gsf* = Ganglienzellfortsätze.  
*stl* = Stützlamele.

Sämtliche Vergrößerungen sind mit Hartnack, Ocular I, und Reichert, Immersion  $1/12$ , erzielt worden.

# Beitrag zur Kenntnis der Tubificiden.

Von

**Dr. Harriet Randolph.**

(Aus dem zoologischen Laboratorium beider Hochschulen in Zürich.)

Mit Tafel XVII—XIX.

---

Die Anneliden, welche im nachfolgenden beschrieben werden sollen, wurden Ende Juni und in der ersten Woche Juli 1891 in einer Tiefe von 10—12 m im Zürichersee gefischt. Sie gehören zwei Species an, von denen die eine noch nicht vollständig beschrieben ist. Über die andere habe ich in der betreffenden Literatur keine Angabe finden können.

Herrn Professor LANG bin ich für Ratschläge und für die Erlaubnis zur Benutzung seiner Bibliothek sowohl für diese als für eine andere Arbeit zu größtem Danke verpflichtet.

Die Würmer wurden mir von Herrn Dr. J. HEUSCHER, Assistenten am zoologischen Laboratorium beider Hochschulen, zur Bearbeitung überlassen. Seiner Güte verdanke ich auch noch neues Material.

Die erste Form scheint die *Saenuris velutina* GRUBE (6) zu sein. Ich schlage aber für diese Art, gestützt auf Gründe, die später dargethan werden sollen, den Namen *Embolocephalus velutinus* vor. *Saenuris velutina* ist von VEJDOVSKÝ (8) in das Verzeichnis der Species incertae sedis gestellt worden, weil die Beschreibung keinen bestimmten Platz rechtfertigt. Die von GRUBE herrührende Beschreibung lautet folgendermaßen:

„Die zweite Annelide, die man vorläufig auch zu dieser Gattung rechnen mag, obschon sie in der oberen der beiden Borstenzeilen nur Haarborsten und in der unteren bloß zwei Hakenborsten be-

sitzt (*S. velutina* Gr.), fällt sogleich dadurch auf, daß ihr ganzer Körper dicht mit kurzen weichen Papillen besetzt ist; ihr Kopflappen ist dreieckig, etwas breiter als lang und mit dem ersten Segment so zurückziehbar, daß zuweilen das zweite Segment mit seinen Borsten den Vorderrand des Leibes bildet. Die Färbung ist graulich oder ockerbraun mit weißer Gürtelbinde vom neunten bis zwölften Segment. Die Haarborsten der oberen Zeile stehen nur zu je zwei, die Hakenborsten der unteren Zeile mit erst bei stärkerer Vergrößerung deutlich zweizahniger Spitze zu je zwei oder einzeln, wodurch sich diese Art von *Nais papillosa* KESSL. des Ladogasees unterscheidet.“

Diese Merkmale der *Saenuris velutina* stimmen sehr mit denen des *Embolocephalus velutinus* vom Zürichersee überein. Zu den erwähnten Farben kommt auch manchmal Schwarz, entweder überall in der Kopfgegend oder in einigen Segmenten hinter dem Gürtel, hinzu. Auch weicht die Zahl der Rückenborsten ab. *Embolocephalus velutinus* hat ein bis vier Borsten in den Rückenbündeln. Sind weniger als vier vorhanden, so dürfte dies auf Rechnung zufälliger Verluste zu setzen sein.

Die Zahl der Segmente beträgt 40—70, die Länge des Körpers 3—5 cm.

Die Zurückziehbarkeit des Kopfes ist ein auffallendes Merkmal. Auf den leisesten Reiz hin verschwindet der Kopf plötzlich und kommt erst nach einiger Zeit wieder zum Vorschein. Inzwischen aber bewegt sich der Wurm lebhaft und, wie es scheint, ganz normal herum mit dem zweiten Segment als Vorderende des Leibes. (Fig. 1).

Der vorgestreckte Kopflappen ist, von der Seite gesehen, stumpf und relativ breit. Von der Unterseite ragt ein trompetenförmiger Rüssel vor, mit dickem oberem und unterem Rande und mit dünnen membranartigen Seitenrändern (Fig. 2). Wenn der Rüssel nicht ausgestülpt ist, so sieht man unten nur eine dicke Lippe (Fig. 3). Die Verhältnisse der Teile im zurückgezogenen Zustande sind in Fig. 4 abgebildet. Das Zurückziehen geschieht durch starke Muskeln, welche sich von der Wand des Kopfes und Rüssels bis zu der Leibeswand des zweiten, dritten und der folgenden Segmente erstrecken.

Eine genauere Untersuchung zeigt, daß die dicht gestellten Papillen nicht der Hypodermis, sondern einer ähnlichen Hülse angehören, wie sie bei *Slavina appendiculata* VEJDOVSKÝ vorkommt. Die Papillen sind kegelförmig, fast gleich groß und bestehen zum größten

Teil aus zusammengekitteten Bakterien und Fremdkörperchen (Fig. 5). Die durchsichtige Kittsubstanz ist zusammenhängend um die Basis der Papillen herum und bildet eine cylindrische Hülle um den Körper des Wurmes (Fig. 6). Diese Hülle ist so innig an der Cuticula befestigt, daß es meistens unmöglich ist, sie wegzunehmen. Der Versuch, es zu thun, scheint dem Wurm schmerzhaft zu sein. Wenn die Würmer einige Zeit im Aquarium gehalten werden, so lösen sich in einigen Fällen die Hüllen teilweise los, und der Körper wird frei. Dann beginnt sofort die Bildung einer neuen zarten Hülse, und die gewöhnliche Hülle wird bald verdeckt von einem verästelten baumförmigen Gewächse von in Gallerte eingebetteten Bakterien — leicht zu verwechseln mit einem mit Öltröpfen erfüllten Pilze.

Außer den Exemplaren, welche die von GRUBE geschilderte Färbung aufweisen, giebt es auch solche mit weniger auffallender Färbung. Einige zeigen nur eine zarte graue Farbe.

Bei starker Vergrößerung erscheinen alle Papillen einfarbig. Worauf die Färbung beruht, weiß ich nicht; sie wird durch PERENY'sche Flüssigkeit rasch zerstört.

Der Körper ist in allen Regionen mit nicht retraktilen Sinnespapillen ausgestattet. Diese gleichen im wesentlichen den Sinneshögen von *Slavina appendiculata* VEJDOVSKÝ und weichen nur in ihrer Form und Innervation etwas ab (Fig. 7). Sie sind einfache Ausstülpungen der Hypodermis mitsamt ihrer Cuticula, und sie tragen an ihrer Spitze mehrere Sinneshaare. Im Innern der Papillen und in Zusammenhang mit den Haaren finden sich Stäbchen, deren proximale Enden in körnigem Protoplasma verschwinden (Fig. 7). Auf Schnitten sieht man, daß jedes Stäbchen in einer langen Zelle endigt, die am proximalen Ende mit einem Fortsatz versehen ist (Fig. 8). Obwohl ich mit Goldchlorid und mit Osmiumsäure behandelte Präparate durchgesehen habe, habe ich keine besonderen Ganglienzellenstränge finden können, welche jenen von VEJDOVSKÝ für *Slavina appendiculata* beschriebenen entsprochen hätten.

Die Sinnespapillen sind in zwei Reihen um jedes Segment angeordnet, in derselben Ebene wie die Borsten und die Dissepimente (Fig. 1). Am letzten Segmente sind sie zahlreicher und unregelmäßig gruppiert. Wie vorhin erwähnt wurde, sind die Sinnespapillen nicht retraktil. Daß die Sinneshögen nicht retraktil sind, ist auch für *Slavina appendiculata* charakteristisch, und dadurch unterscheiden sich diese Papillen von denjenigen der Chaetogastriden und der Enchytraeiden.



Augen fehlen.

Das Gehirnganglion wird bei jeder Bewegung des Kopfes mehr oder weniger gedrückt. Deshalb ist seine Gestalt sehr veränderlich. Fig. 9 ist nach dem Leben gezeichnet und stellt die Normalform dar.

Die Rückenborsten sind alle haarförmig und finden sich einzeln oder zu zweien, dreien oder vierten in einem Bündel. Alle ausgebildeten Borsten sind gleich lang. Sind weniger als vier vorhanden, so sind wahrscheinlich Borsten verloren gegangen (Fig. 1). Jedes Bauchbündel hat zwei schwach gekrümmte und stumpfe oder undeutlich gespaltene Borsten (Fig. 10).

Die Hypodermis ist reichlich mit Drüsen ausgestattet, welche die Kittsubstanz der Hülse absondern (Fig. 6). Der Bau des Gürtels stimmt mit der Beschreibung überein, welche VEJDOVSKÝ für die niederen Oligochaeten gegeben hat. Es sind zwei Arten von Drüsenzellen zu unterscheiden (Fig. 11). Die kleineren finden sich paarweise zusammen; sie sehen oberflächlich aus wie in Fig. 12. Die Papillen der Hülse sind in der Gürtelgegend durch eine Kruste ersetzt.

Der Verlauf der Blutgefäße konnte wegen der Undurchsichtigkeit der Hülse, der großen Empfindlichkeit des Kopfes und der häufigen Retraktionsbewegungen, die er ausführt, in der vorderen Region nicht ermittelt werden. In der Region des Mittelkörpers geht vom Rückengefäß jederseits unmittelbar vor dem Dissepiment ein Seitengefäß ab. Dieses Seitengefäß erstreckt sich bis zu der Körperwand, biegt dann nach vorn um und geht an das vordere Dissepiment; hier krümmt es sich nach der Bauchseite und nach hinten, verläuft unter dem Bauchmark nach hinten, um eine kurze Strecke vor seiner Ursprungsstelle dorsalwärts um das Bauchmark umzubiegen und hier wahrscheinlich in das Bauchgefäß einzumünden (Fig. 13).

Wegen der Undurchsichtigkeit der Hülse konnten auch die Nephridien nicht im lebenden Zustande überall beobachtet werden. In Schnittserien aber lassen sie sich zwischen Segment VII/VIII und VIII/IX beobachten. Nachher fangen sie wieder zwischen Segment XII/XIII an. Bei der Grösse der Nephridien dieser Art lassen sich die Trichterzellen und Endblasen außerordentlich leicht erkennen.

Der Gürtel nimmt die Hälfte des Segments X und die Segmente XI und XII ein.

Die Geschlechtsorgane haben folgende Lage:

Hoden . . . . .	Segment X
Eierstöcke . . . . .	„ XI
Äußere Öffnungen der Samentaschen . . . . .	„ X;
Samentrichter . . . . .	„ X/XI
Äußere Öffnungen der Samenleiter . . . . .	„ XI
Eileiter . . . . .	„ XI/XII

Diese Anordnung stimmt mit der nach VEJDOVSKÝ für die Tubificiden bestehenden überein, mit Ausnahme des Eileiters, dessen Lage in dieser Familie noch nicht festgestellt wurde. Bei einer Tubifexart, welche ich zum Vergleich untersuchte, ist seine Lage wie oben.

Bei *Embolocephalus velutinus* sind die Hoden am Dissepimente befestigt wie bei den Tubificiden, im Gegensatz zu den Verhältnissen der Naidomorphen (z. B. *Stylaria lacustris*), wo sie mehr bauchwärts mit der Körperwand verbunden sind.

Auch die Eierstöcke sind an dem Dissepimente befestigt (Fig. 15); sie flottieren nicht frei in der Leibeshöhle, wie dies bei den Naidomorphen die Regel ist.

Die Samentaschen — sie sind in einem Paar vorhanden — öffnen sich unmittelbar vor den Bauchborsten des Segments X nach außen. Diese Lagebeziehungen zwischen Bauchborsten und Samentaschenöffnungen sind nach VEJDOVSKÝ typisch für die Naidomorphen und Tubificiden<sup>1)</sup>.

Die Samentaschen der beobachteten Individuen waren mit Spermatophoren erfüllt und erstreckten sich durch die Rücken- gegen den folgenden Segments. Fig. 16a ist nach einer Samentasche entworfen, die aus einem Riß der Körperwand hervorgequollen war. Die Schichten der Körperwand wiederholen sich in der Wand der Samentaschen (Fig. 17). Die geschwollenen Drüsenzellen der inneren Epithelschicht sondern, nach VEJDOVSKÝ, die Kittsubstanz der Spermatophoren ab (Fig. 18).

Die Spermatophoren zeigen die drei von VEJDOVSKÝ beschriebenen Schichten: die innere von den Spermatozoenköpfchen ge-

---

1) Bei der von mir untersuchten Art, welche ich leider nicht näher bestimmte, öffnen sich die Samentaschen auf der Seite unmittelbar über der gangliösen Seitenlinie. Die Öffnungen der Samenleiter liegen mehr ventralwärts auf der Seite, doch außerhalb der Bauchborstenreihe.

bildete körnige Schicht, die cylindrische hyaline Schicht von Kittsubstanz, und die hervorragenden freien Enden der Spermatozoenschwänze (Fig. 16 b).

Die Borstendrüsen, welche in Segment X hinter den Samentaschenöffnungen liegen, haben eine Abänderung erfahren. Den gewöhnlichen Drüsenzellen ist eine besondere Drüse zugesellt, welche nach der Mitte, ein wenig nach hinten und ventral von der Borstendrüse liegt. Diese accessorische Drüse mündet in die Borstendrüse hinein. In ihrer Mitte findet sich ein Gang nach der Basis der Borste. Jedes Bündel enthält nur eine Borste. Ich habe eine solche accessorische Drüse nirgends erwähnt gefunden (Fig. 19 a, b, c, d).

In dem Dissepimente zwischen Segment X und XI liegt der ungeheuer große Trichter des Samenleiters. Seine Wände erstrecken sich beinahe bis zum nächsten Dissepimente. Der Bau ist in Fig. 20 dargestellt. Der Leiter ist kürzer als bei den untersuchten Tubificiden-Exemplaren. Der Unterschied in der Größe seiner beiden Teile ist geringer, und der große Teil fängt erst weiter vom Trichter an (Fig. 21, 22). Das Atrium und die zu diesem gehörigen Drüsen sind nicht von den gleichnamigen Organen der Tubificidenart zu unterscheiden (Fig. 33, 34, 35). Die Atrialöffnungen liegen in einer Linie mit den Bauchborsten, welche aber in diesem Segmente fehlen.

Der Eileiter besteht aus einem großen, dickwandigen Trichter und einem kurzen, zwischen den beiden Muskelschichten des Dissepimentes nach außen mündenden Gange (Fig. 23, 24). Ein ähnliches Organ kommt bei der von mir beobachteten Tubifexart in dem zwischen Segment XI und XII liegenden Dissepimente vor. Bei dieser Familie ist bisher, soviel ich weiß, ein Eileiter noch nicht beschrieben worden.

Ich habe keine Spur von Knospungserscheinungen gesehen.

Im ruhenden Zustande bilden die Würmer einen verwickelten Knäuel. Jeder Versuch, diesen zu entwirren, hatte nur den Erfolg, daß die Würmer noch dichter zusammenhielten, und sie ließen sich eher zerreißen als auseinanderlösen.

Nach GRUBE unterscheidet sich diese Art durch die Anordnung der Borsten von *Nais papillosa* KESSL. vom Ladogasee, und von *Tubifex papillosus* CLAP., einer marinen Art. Diese zwei Arten sollen mit ähnlichen Papillen bedeckt sein. CLAPARÈDE beschreibt einen anderen marinen Anneliden von St. Vaast als

„pechschwarzen Wurm mit weißem Kopfe und rosafarbenem Gürtel“ (3).

*Saenuris velutina* findet sich in ZSCHOKKE's Verzeichnis (9) der Fauna der Gebirgsseen oft angedeutet.

FOREL berichtet (5): „Cette belle espèce de Chétopode . . . . est très abondante dans la région profonde de beaucoup de lacs. Je l'ai pêchée dans les lacs Léman, Bourget, Annecy, Neuchâtel, Zurich; ASPER la signale dans le lac de Côme.

Jusqu'à présent je ne l'ai jamais rencontré dans la région littorale ni du Léman ni d'aucun autre lac. Mais il y a tant de variétés dans le facies limoneux de la région littorale que je ne puis me flatter de les avoir toutes explorées. Peut-être aussi provient-il de la faune des eaux souterraines, et le trouverons-nous dans les puits de la terre ferme en compagnie du *Niphargus* et de l'*Asellus* aveugles; la couleur brune, jaune ou orangée de ce ver ne semble cependant pas favorable à cette dernière alternative; les animaux cavicoles étant en général d'un blanc mat, non-pigmenté. Toujours est-il que ce ver est actuellement presque la seule espèce dont l'origine nous soit absolument inconnue.“

In dieser Beziehung ist es interessant zu konstatieren, daß auch die CLARAPÈDE'sche marine Form eine ähnliche Hülse und bunte Färbung aufweist.

---

Unter den beobachteten Würmern fanden sich einige Exemplare einer Art, welche, soweit ich weiß, noch nicht beschrieben worden ist. In vielen Punkten sind sie der ersten Form sehr ähnlich, und beide Formen zusammen bilden eine einheitliche, den übrigen Tubificiden gegenüberzustellende Gruppe. Wegen des Zusammenfaltens der Kopfregion gebe ich dieser Art den Namen *Emblocephalus plicatus*.

Durchschnittlich ist die Länge des Körpers 4 cm und die Segmentzahl 50. Die Tiere sind den wenigen bunten Individuen des *Emblocephalus velutinus* sehr ähnlich, und erst bei stärkerer Vergrößerung kann man die zwei Arten nach den Borsten unterscheiden.

Der Kopf ist zurückziehbar (Fig. 25), nicht aber in derselben Weise wie bei *Emblocephalus velutinus*. Die vordere Gegend des *E. velutinus* ist in die nächstfolgenden Segmente hineingezogen wie ein Teil eines Fernrohres in einen anderen; in *E. plicatus* aber

ist die Kopfgegend wie eine Ziehharmonika zusammengefaltet (Fig. 26). Bei dieser Art existiert kein Rüssel.

Die Hülse ist bei beiden Arten ähnlich, nur bei *E. plicatus* etwas schwächer (Fig. 27).

Die Sinnespapillen sind nicht zurückziehbar. Sie sind der Form und dem allgemeinen Bau nach denen des *E. velutinus* ähnlich, aber schlanker und hyaliner (Fig. 28). Die Nervenzellen sind an dem lebenden Exemplar deutlich erkennbar. Ich habe auch hier keine besonderen Ganglienzellen finden können. Die Sinnespapillen sind in zwei Ringen um jedes Segment angeordnet, mit gelegentlichen Spuren eines dritten. Die regelmäßig vorkommenden Ringe sind von den Dissepimenten gleich weit entfernt, und einer liegt in der Ebene der Borsten.

Augen fehlen.

Das Gehirnganglion und die Schlundkommissur sind in Figg. 29 und 30 abgebildet.

Die Borsten unterscheiden sich beträchtlich von denjenigen des *Embolocephalus velutinus*. In den Rückenbündeln finden sich in der Regel drei Paar schlanke, haarförmige Borsten und drei schwach geschweifte und am Ende gespaltene Borsten (Fig. 31). Die Bauchborsten sind dick und stark gekrümmt (Fig. 32). Die Abbildungen wurden alle nach einem und demselben Exemplar gezeichnet, somit zeigen sie die Variation innerhalb eines Individuums. Es sind meistens zwei in einem Bündel; vor dem Gürtel aber kommen zwei bis fünf vor.

Die Hypodermis ist im allgemeinen derjenigen des *Embolocephalus velutinus* ähnlich (Fig. 36).

Über die Anordnung der Blutgefäße bin ich nicht ins Klare gekommen.

Nephridien kommen, wie ich an Schnittserien konstatierte, zwischen Segment VI/VII und VII/VIII vor.

Der Gürtel wird aus einem Teil des Segments X und aus den Segmenten XI und XII gebildet. Lage und Bau der Geschlechtsorgane sind ganz ähnlich wie bei *Embolocephalus velutinus*. *E. plicatus* unterscheidet sich indessen dadurch, daß der Samenleiter überall dieselbe Größe besitzt, und daß die Bauchborstendrüsen des Segmentes X unverändert sind. Da nur kleine Spuren von Spermatophoren vorhanden waren, so kann ich über ihre Form nichts Bestimmtes mitteilen.

Auch hier habe ich keine Knospungserscheinungen gesehen. Da weder bei *E. velutinus* noch bei *E. plicatus* alle Individuen

zu gleicher Zeit geschlechtsreif wurden, so war die Möglichkeit, Knospungserscheinungen zu finden — wenn sie überhaupt bei diesen Arten vorkommen — nicht ganz ausgeschlossen.

Die Lage der Geschlechtsorgane ist bei beiden Würmern die für die Tubificiden charakteristische, und im Bau zeigen beide Würmer nur kleine Abweichungen voneinander und von den Tubificiden.

In dem einen Fall sind die Borsten typische Naidomorphenborsten und in dem anderen haben sie eine bis jetzt nur bei den Tubificiden bekannte Form.

Wegen des Vorhandenseins der nicht retractilen Sinnesorgane habe ich zuerst geglaubt, daß die zwei Würmer zwei neue Arten der Gattung *Slavina* darstellen. Sie hätten dann eine Unterabteilung gebildet, der Gruppe von BOUSFIELD (2) gegenübergestellt durch die Retractilität des Kopfes, das Fehlen der Augen und das Vorhandensein der Rückenborsten in allen borstentragenden Segmenten.

Die Lage und der Bau der Geschlechtsorgane aber beweist eine nahe Verwandtschaft mit den Tubificiden. Da diese Organe bei *Slavina* noch nicht beschrieben sind, ist es unmöglich, die genauen Beziehungen zu dieser Gattung festzustellen.

Wenn nach LANKESTER und BOURNE (1) die „Cephalization“ als ein generisches Unterscheidungsmerkmal anzusehen ist, so muß das Vorhandensein der Rückenborsten an allen borstentragenden Segmenten diese Würmer von *Slavina* generisch trennen, welches auch die Familie sei, der diese Gattung angehört.

Nach VEJDOVSKÝ sind *Saenuris velutina* GRUBE, *Nais papillosa* KESSLER und *Spirosperma ferox* EISEN wahrscheinlich identisch. „Dieser Beschreibung nach ist zu schließen, daß die vermeintliche *Saenuris* eine besondere Stellung zwischen den Tubificiden — wenn sie überhaupt zu dieser Gruppe gehört — einnehmen muß. *Saenuris velutina* ist wahrscheinlich mit KESSLER's *Nais papillosa* identisch, die jedoch eine besondere Gattung bildet und bereits von EISEN als *Spirosperma ferox* beschrieben wurde.“

GRUBE (a. a. O.) unterscheidet seine Art durch die Form der Borsten.

Was die dritte Art anbetrifft, so stimmt sie nach der Beschreibung weder mit *Saenuris* noch mit den hier beschriebenen Würmern überein. EISEN giebt an (4):

„I. More than one kind of spines present, viz. hair-spines, comb-like spines and forked spines; two of which kinds are always present.



A. The cephalic ganglion anteriorly furnished with a large conical processus. The spermatophores are extremely long and spirally coiled. The oviduct is single. Spirosperma.

*Spirosperma* nov. gen.

The cephalic ganglion anteriorly furnished with a large conical processus which does not branch in the cephalic lobe of the body. The posterior margin is concave. The spermatophore is very long and narrow, and spirally coiled, surrounded by a pellucid sack-like membrane. The integument is thickly covered with dark convex papillae.

*S. ferox* n. sp.

The penis sheath is chitinous, but only half as long as the penis proper, which is considerably swollen outside the penis sheath. The oviduct is single, muscular, not chitinous and longer than the penis proper. The forked spines in the front segments are furnished with several prongs. The length of the body is about 20 mm. A cingulum is very conspicuous in adult specimens.

Habitat: Sweden, Motala river, in shallow water, also in the lake of Ifö in Scania, where it was taken by Professor W. LILLJEBORG at a depth of 25 fathoms."

GRUBE hat die Verwandtschaftsbeziehungen seiner Art erkannt und richtig dargestellt. Der Gattungsname aber hat so vielen Formen angehört, die seitdem in verschiedene andere Gattungen verteilt worden sind, daß er keine diagnostizierbare Gattung mehr bezeichnet. Um also Verwirrung zu vermeiden, schlage ich als Gattungsname *Embolocephalus* vor. Die erste Form wird dann *Embolocephalus velutinus* (den früheren von GRUBE gegebenen Artnamen beibehaltend), und die zweite *Embolocephalus plicatus* heißen.

**Familie Tubificiden.**

*Gattung Embolocephalus* n. g.

Eine aus Bakterien, Fremdkörperchen und einer von dem Wurm abgesonderten Kittsubstanz gebildete Hülse vorhanden. Augen fehlen. Nicht retraktile Sinnesorgane in Ringen um den Körper herum. Der Kopf retraktil. Rückenborsten in allen borstentragenden Segmenten. Borsten der Rückenreihen haarförmig. Rückenreihen mit oder ohne geschweifte gespaltene Borsten. In den Bauchreihen gekrümmte Borsten, welche einfach, gespalten, gegabelt oder kammförmig sein können. Bauchborsten des XI. Segmentes fehlen, wenigstens während der Geschlechtsreife.

*Embolocephalus velutinus* (Saenuris velutina GRUBE).

Rüssel vorhanden. Sinnespapillen in zwei Ringen um jedes Segment. Rückenborsten haarförmig, vier in jedem Bündel; Bauchborsten zwei, gekrümmt, einfach oder undeutlich gespalten. Bauchborstenscheiden in Segment X mit einer accessorischen Drüse versehen. Nephridien zwischen den Segmenten VII/VIII und VIII/IX.

*Embolocephalus plicatus* n. sp.

Ohne Rüssel. Sinnespapillen in zwei oder mehreren Ringen um jedes Segment. In den Rückenreihen in der Regel drei Paar haarförmige und drei kurze gespaltene und schwach gestreifte Borsten. Die Bauchbündel enthalten zwei bis fünf stark gekrümmte und gegabelte oder kammförmige Borsten. Nephridien zwischen den Segmenten VI/VII und VII/VIII.

---

### Litteraturverzeichnis.

---

1. BOURNE, A. G., Notes on the Naidiform Oligochaeta. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. 32, Part 3.
  2. BOUSFIELD, E. C., On Slavina and Ophidonais. Journ. Linn. Soc., Vol. 19, 1886.
  3. CLAPARÈDE, E., Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere. Leipzig 1863.
  4. EISEN, G., Preliminary Report on Genera and Species of Tubificidae. Bihang K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. 5, No. 16.
  5. FOREL, F. A., La faune profonde des lacs suisses. Neue Denkschr. der allg. Schweiz. Gesell. Naturw. 29, 1885.
  6. GRUBE, E., Untersuchungen über die phys. Beschaffenheit und die Flora und Fauna der Schweizer Seen. 56. Jahresber. der Schles. Gesellsch., 1878, S. 116.
  7. LEUCKART'S Bericht — WIEGMANN'S Archiv, Jahrg. 35, 1869.
  8. VEJDOVSKÝ, F., System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.
  9. ZSCHOKKE, Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Fauna von Gebirgsseen. Zool. Anz., 14. Jahrg. 1891, No. 360 u. 361.
- 

### Erklärung der Abbildungen.

---

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

<i>A</i> = Atrium.	<i>D</i> = Dissepiment.
<i>AD</i> = Atrialdrüse.	<i>Dr</i> = Drüse.
<i>B</i> = Bauchmark.	<i>F</i> = Fortsatz.
<i>Bg</i> = Bauchgefäß.	<i>G</i> = Gehirnganglion.
<i>B. B. d.</i> = dorsale Borstenbündel.	<i>Gg</i> = Gang.
<i>B. B. v.</i> = ventrale Borstenbündel.	<i>H</i> = Hülse.
<i>B. F</i> = Borstenfollikel.	<i>Hy</i> = Hypodermis.
<i>B. G</i> = blasiges Gewebe.	<i>K</i> = Kopf.
<i>C</i> = Cuticula.	<i>K. L.</i> = Kopflappen.

<i>L.M.</i> = Längsmuskel.	<i>Sp.</i> = Spermatophore.
<i>M.</i> = Muskel.	<i>St.</i> = Stäbchen.
<i>M.D.</i> = Mitteldarm.	<i>S.H.</i> = Sinneshaar.
<i>N.</i> = Nerven.	<i>S.L.</i> = Samenleiter.
<i>P.</i> = Papillen der Hülse.	<i>S.P.</i> = Sinnespapillen.
<i>Q.M.</i> = Quermuskeln.	<i>S.Z.</i> = Sinneszelle.
<i>R.</i> = Rüssel.	<i>U.L.</i> = Unterlippe.
<i>S.</i> = Schwanz.	<i>X.</i> = Borstenebene.
<i>Sch.c.</i> = Schlundkommissur.	<i>Z.</i> = Borstenscheide.

## Tafel XVII.

*Embolocephalus velutinus.*

Fig. 1. Vordere Segmente mit zurückgezogenem Kopf, von außen,  $\times 110$ .

Fig. 2. Kopf mit ausgestülptem Rüssel.

Fig. 3. Kopf mit eingestülptem Rüssel.

Fig. 4. Vertikaler Längsschnitt der vorderen Segmente in zurückgezogenem Zustande,  $\times 150$ .

Fig. 4a. Schlundkommissur aus derselben Serie.

Fig. 5. Papillen der Hülse,  $\times 360$ .

Fig. 6. Querschnitt der Körperwand,  $\times 300$ .

Fig. 7. Sinnespapillen von einem lebenden Exemplar.

Fig. 8. Sinnespapillen aus einem Querschnitt,  $\times 480$ .

Fig. 9. a. Gehirn von oben.

b. Hinterer Teil des Gehirns von der Seite.

c. Querschnitt des Bauchmarks,  $\times 150$ .

Fig. 10. Bauchborste,  $\times 100$ .

Fig. 11. Hypodermis vom Gürtel. Zweierlei Drüsen. Aus einem Querschnitt,  $\times 480$ .

Fig. 12. Hypodermis von der Fläche,  $\times 480$ .

Fig. 13. Seitengefäß eines mittleren Segmentes.

Fig. 1, 4, 4b, 5, 6, 8, 9c, 10, 11, 12 mit der Camera gezeichnet.

## Tafel XVIII.

*Embolocephalus velutinus.*

Fig. 14. Teil eines Nephridiums.

Fig. 15. Eierstock,  $\times 100$ .

Fig. 16. a. Receptaculum seminis,  $\times 50$ .

b. Teil einer Spermatophore bei stärkerer Vergrößerung,  $\times 480$ .

Fig. 17. Receptaculum seminis. Querschnitt durch das Ausmündungsrohr,  $\times 300$ .

Fig. 18. Receptaculum seminis. Wandschichten,  $\times 480$ .

Fig. 19. Bauchborstendrüse im Segment X.

Fig. 19a. Längsschnitt, aus einer Querschnittserie,  $\times 300$ .

b, c, d. Dieselbe quergeschnitten, aus einer horizontalen Längsschnittserie,  $\times 300$ .

Fig. 20. Längsschnitt eines Samentrichters  $\times$  150.

Fig. 21. Längsschnitt eines Samenleiters in der Nähe vom Trichter,  $\times$  480.

Fig. 22. Längsschnitt eines Samenleiters in der Nähe vom Atrium,  $\times$  480.

Fig. 23. Eileitertrichter, aus einem vertikalen Längsschnitt,  $\times$  250.

Fig. 24. Eileitertrichter, aus einem horizontalen Längsschnitt,  $\times$  250.

Alle Figuren, mit Ausnahme von 14, mit Camera gezeichnet.

### Tafel XIX.

#### *Embolocephalus plicatus.*

Fig. 25. Vertikaler Längsschnitt der vorderen Segmente. Kopf zurückgezogen.

Fig. 26. Vordere Segmente,  $\times$  50.

Fig. 27. Hautpapillen,  $\times$  250.

Fig. 28. Sinnespapillen vom lebenden Wurm.

Fig. 29. Gehirn.

Fig. 30. Schlundkommissur.

Fig. 31. Rückenborsten. a  $\times$  300, b  $\times$  480.

Fig. 32. Bauchborsten. a und b  $\times$  150, c und d  $\times$  250.

Fig. 33. Samenleiter und Atrium, vom horizont. Schnitte,  $\times$  300.

Fig. 34. Atrium und Atrialdrüse,  $\times$  150.

Fig. 35. Samentrichter,  $\times$  250.

Fig. 36. Gewöhnliche Hypodermis mit Drüse,  $\times$  480.

Alle Figuren, mit Ausnahme von 28, 29, 30, mit Camera gezeichnet.

# **Zur Anatomie und Histologie der *Proneomenia Sluiteri* Hubrecht.**

Von

**J. Heuscher.**

(Aus dem zoologischen Laboratorium beider Hochschulen in Zürich.)

Mit Tafel XX—XXIII und 4 Abbildungen im Texte.

---

Die Gelegenheit zu den nachfolgenden Untersuchungen verdanke ich dem Wohlwollen und der außerordentlichen Güte des Herrn Professor Dr. ARNOLD LANG, der mir zwei in Schnittserien zerlegte Exemplare von *Proneomenia Sluiteri* HUBRECHT zur Untersuchung überließ. Hierfür sowohl wie für die Winke und Ratschläge, mit denen mich mein hochverehrter Lehrer vielfach unterstützte, und für die Zeichnungen, die er mir zur Verfügung stellte, spreche ich ihm meinen tiefsten Dank aus. Auch Herrn Privatdozent Dr. KARL FIEDLER, der sich stets in freundlichster Weise um meine Arbeit interessierte und mir namentlich bei Beschaffung von Litteratur behülflich war, bin ich zu großem Danke verpflichtet.

\*

\*

\*

*Pronemenia Sluiteri* HUBR. gehört der niedersten Gruppe der Mollusken, den Aplacophoren oder Solenogastren an, die mit den Placophoren oder Chitoniden zusammen die Klasse der Amphineura bilden. Die Species ist erst seit kurzem (1882) und bisher nur



in 3 Exemplaren bekannt geworden. Zwei derselben, worunter ein defektes, von Dr. C. P. SLUTTER in einer Tiefe von 110 und 160 Faden in der „Barents-Sea“ gefangen, wurden von Prof. HUBRECHT sorgfältig untersucht und beschrieben (7). Das dritte Exemplar ist laut einer Mitteilung von HANSEN (6) im Museum zu Bergen aufbewahrt. Auf der „Bremer Expedition nach Ost-Spitzbergen 1889“, die von Prof. W. KÜKENTHAL und Dr. WALTER geleitet war, wurden weitere zwei Exemplare erbeutet, sorgfältig konserviert und Herrn Prof. LANG in Zürich zur Untersuchung zugestellt. Herr Prof. KÜKENTHAL hatte die Güte, folgende Notizen aus seinem Tagebuche mitzuteilen: „*Neomenia* wurde zweimal gefangen, beide Male im nördlichen Teile der Olgastraße, zwischen König-Karls-Inseln, Nordostland und Barentsland. Tiefe am 4. Juli: 80 Faden (160 m); Boden steinig: mit zähem, bläulichem Schlamm; am 17. Juli: 70 Faden (140 m); Boden: nur sandig-steinig. Die Tiere zeigten auffälligerweise nicht die geringste Bewegung.“

Prof. LANG fixierte zunächst die äußere Form durch Messung und Zeichnung (Fig. 1). Die Tiere gleichen einem kurzen, dicken

Fig. 1. *Proneomenia Sluiteri* HUBB. Totalansicht: A von der lateralen, B von der ventralen Seite. o Mund, cl Cloake (aus LANG: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie).

Wurm, sind wegen aus der Haut vorragender Kalkspiculae rauh anzufühlen, steif und äußerlich chitinig-hart, so daß nur ganz geringfügige Bewegungen möglich sind. Auf der Ventralseite sehen wir (Fig. 1 B) zunächst vorn eine kleine Längsspalte o, die Mundöffnung. Etwas hinter derselben beginnt eine Furche, die Bauchrinne, die sich bis nahe zum Hinterende zieht, wo sie in die Cloake (cl) übergeht. In dieser ventralen Furche liegt eine Längsfalte verborgen, der äußerst reduzierte, rudimentäre Fuß. Über der Cloake befindet sich mediodorsal eine kleine Vertiefung des

**Integumentes.** Die Tiere sind mit einer Lage von mit Diatomeenschalen vermengtem Detritus, der ziemlich fest anhaftet, bedeckt.

Das größere Exemplar hatte eine Länge von 98 mm. Die maximale dorso-ventrale Höhe betrug (25 mm vom Vorderende entfernt) 10 mm bei gleicher Maximalbreite. Die geringste Höhe (7 mm) befindet sich bei gleicher Breite etwa 16 mm vom hintersten Ende entfernt. An der eingeschnürten Stelle bei der Cloake (Fig. 1) betrug die Höhe 8 mm, die Breite 6 mm. Die Länge der Mundspalte war 4 mm; 1 mm weiter hinten begann die Bauchfurche. Die Cloakenspalte beginnt 6 mm vom Hinterende des Körpers und ist 2 mm lang.

Das kleinere Exemplar hatte eine Länge von 75 mm, eine Maximalhöhe von 10 mm und eine größte Breite von 9½ mm.

### Integument.

Das Integument von *Proneomenia Sluiteri* HUBB. besteht aus zwei Schichten, einer dünnen Hypodermis und einer mächtig entwickelten Cuticula.

An der Hypodermis lassen sich verschieden differenzierte Elemente unterscheiden. Eine Lage kleiner kubischer Zellen liegt unmittelbar der Ringmuskulatur des Körpers auf und zwar in ihrer ganzen Ausdehnung, mit Ausnahme der Bauchrinne und einiger unten zu erwähnender Stellen. Diese eigentlichen Hypodermiszellen im engeren Sinne enthalten verhältnismäßig große Kerne, die sich mit Karmin lebhaft tingieren, und feinkörniges Protoplasma (Fig. 2 *hy*). Aus der Hypodermis steigen in mehr oder weniger radiärer Richtung sehr zahlreiche Gewebestränge in die Cuticula hinauf. Die Zellen, aus denen sich diese Stränge zusammensetzen, sind langgestreckt, und ihre Grenzen in Form von spiraligen Linien meist deutlich sichtbar (Fig. 2 *s*). Die Kerne liegen mit ihrer Fläche den Zellwänden an, sind lang-elliptisch, flach und fein gekörnelt. Wir können dickere und dünnere Stränge unterscheiden, und je nach dem Alter differieren beide Sorten auch unter sich selbst in der Länge. Im übrigen sehen sie sich ähnlich, verbinden jedoch verschiedene Drüsen mit der Cuticula.

Die dünneren unter ihnen ragen kaum über die Mitte der Cuticula hinaus und endigen in einer bulbösen Anschwellung, in

welcher eine Kalknadel mit ihrem proximalen Ende wie in einem Becherchen sitzt. Ein solches Spiculabecherchen (Fig. 2 *spb*) besteht aus 8—10 Zellen und stellt ohne Zweifel eine Drüse dar, in welcher die Kalksubstanz der Spicula ausgeschieden wird. Die jüngsten Becherchen mit den kleinsten Nadeln liegen noch in der Hypodermis und geben derselben ein etwas unregelmäßiges Aussehen. Eine Lage zweitjüngster Spiculadrüsen hat sich erst wenig in die Cuticula erhoben, dann folgen, indem wir nach außen fortschreiten, eine 2., 3., 4. Lage von Becherchen u. s. w., die sich etwas weiter, aber auf den entsprechenden Altersstufen ungefähr gleich weit von der Hypodermis entfernt haben. Die äußerste Lage erreicht oder überschreitet auch um ein Geringes die Mitte der Cuticula; in der oberen Hälfte der letzteren finde ich die Nadeln ohne Verbindung mit der Hypodermis, dennoch bleiben sie auch dort in der gleichen regelmäßigen Anordnung, wenigstens an den Stellen, wo sie schief zur Körperachse stehen und in mehreren (bis zu 12) Lagen vorhanden sind. HUBRECHT hat hieraus den (wir mir scheint, richtigen) Schluß gezogen, daß die Cuticula, oder „Interspicularsubstanz“ wie er sie nennt, eine bedeutende Festigkeit haben muß und durch Zuwachs von innen nach außen geschoben wird, m. a. W., daß die Hypodermiszellen an ihrer Außenseite beständig neue Cuticularsubstanz ausscheiden. Die Form der Spicula zeigt Fig. 2. Ihr Querschnitt ist kreisrund, im Innern sind sie von einem Hohlraum durchzogen. Ihre Anordnung in der Cuticula an den verschiedenen Körperstellen ist von HUBRECHT ausführlich beschrieben worden (7). Nachdem die Spicula vollständig ausgebildet sind, scheinen die sie erzeugenden Drüsen samt ihren Stielen durch Rückbildung zu verschwinden.

Eine andere Kategorie von Cuticulardrüsen finden wir am Ende der dickeren, die Cuticula durchsetzenden Stränge. Während die Spiculabecher schon vor der Mitte der Cuticula vollständig ausgebildet sind, erreichen die eben erwähnten Drüsen das Stadium ihrer Vollendung erst gegen die Oberfläche hin. Sie sind keulenförmig oder flaschenförmig. An ihrem Grunde finden wir eine größere Zahl langgestreckter Zellen, deren Grenzen selten deutlich zu sehen sind und die langgestreckte, fast cylindrische, an beiden Enden abgerundete Kerne mit starker Tinktionsfähigkeit für Karmin enthalten. Diese Zellen sondern ein zunächst grobkörniges, gegen außen sich aber immer feiner zerteilendes Sekret aus (Fig. 2 *c d*), das den keulenförmigen Hohlraum zum Teil oder ganz erfüllt. In jungen, noch unausgebildeten Drü-

sen, die in den tieferen Lagen der Cuticula, in der Region der Spiculabecher liegen, sieht man außer einigen der vorerwähnten gestreckten Zellen fast nur grobkörnigen Inhalt. Die physiologische Bedeutung dieser Drüsen liegt weniger auf der Hand, als diejenige der Spiculadrüsen. KOWALEVSKY und MARION beschreiben ähnliche Bildungen aus dem Integument ihrer *Proneomenia vagans* (18, p. 31 und Pl. 3, Fig. 3 u. 6; ferner Pl. 7, Fig. 13 bei *Proneomenia aglaopheniae*, Fig. 15 von *Pron. desiderata* und Fig. 18 von *Pron. gorgonophila*) und sprechen sich über deren Bedeutung ganz bestimmt aus: „En tout cas, les papilles que nous signalons actuellement ne peuvent être rapportées qu' à la secretion de la couche gélatineuse (Cuticula) elle-même.“ Die histologische Struktur der erwähnten Drüsen von *Pron. Sluiteri* weicht zwar sowohl in der Drüse selbst, als auch in ihrem Verbindungsstrang mit der Hypodermis wesentlich ab von derjenigen dieser mit ihnen offenbar homologen Papillen von *Pron. vagans*. Dennoch möchte ich ihnen ganz dieselbe Bedeutung zuschreiben. Man sieht nämlich an vielen Stellen, daß die Drüsen sich trichterförmig direkt in die äußere Lage der Cuticula öffnen, und ihr Inhalt scheint, sich immer feiner zerteilend, in die Cuticula selbst überzugehen (Fig. 3). Von vielen dieser Drüsen aus gehen feine, fadenförmige Ausläufer, die sich verzweigen und an ein Pilzmycelium bei schwacher Vergrößerung erinnern (Fig. 3). Sie strahlen von der Drüse kegelförmig aus und sind in den Präparaten zum Teil durchschnitten. Ihr Querschnitt ist in der Interspicularsubstanz in Form eines hellen, ziemlich stark lichtbrechenden Kreischens sichtbar. Die vollständig erhaltenen Strahlen lassen sich bis an die Oberfläche der Cuticula verfolgen und lösen sich bei sehr starker Vergrößerung in hyaline Körnchen auf.

In der Cloakengegend, ventralwärts von jenen blindsackförmigen Einstülpungen, die HUBR. als Byssusdrüsen deutet, nimmt die Hypodermis, bevor sie in das Epithel jener Gruben übergeht, einen anderen Charakter an. Die kubischen Zellen werden durch ein ziemlich hohes Cylinderepithel ersetzt. Der Zellinhalt ist durch Pikrinsäure gelblich gefärbt und erscheint deutlich gekörnelt. An manchen Stellen sind die Zellen gegen die Cuticula hin offen, indem die Körnelung nach außen hin immer feiner wird und schließlich in der Cuticula entweder völlig verschwindet oder in eine mehr oder weniger deutliche Streifung übergeht (Fig. 4). Die Hypodermis ist an dieser Stelle in leb-

hafter sekretorischer Thätigkeit begriffen und scheidet offenbar Cuticularsubstanz aus.

Über der Cloakengegend finden wir in der dorsalen Mediane eine becherförmige Ausstülpung der Hypodermis, die begleitet ist von einer Einsenkung der Cuticula (Fig. 5). HUBRECHT hat das Organ bei seinen Exemplaren von *Pron. Sluiteri* ebenfalls beobachtet, und da er einen starken Nerven bis nahe an dasselbe hat verfolgen können, hält er es für ein Sinnesorgan; „the organ at all events does not appear to be subservient to any glandular secretion“.

KOWALEVSKY et MARION (18) beschreiben ein gleich gelegenes Organ von *Lepidomenia hystrix* als „petit crypte sensitif“, ferner bei *Pron. vagans* und *Pron. aglaopheniae*, wo der „bouton sensitif“ sehr voluminös ist.

PRUVOT (22) hatte Gelegenheit, die entsprechenden Organe an lebenden Tieren zu beobachten, und bildet mehrere derselben in ausgestrecktem Zustande ab. Am auffallendsten ist das Organ bei *Paramenia impexa*, wo es stark über die Cuticula hervorragt, aber bei der geringsten Berührung sofort zurückgezogen und eingestülpt wird (22, p. 759). Auf allen diesen (und ähnlichen Organen in der Kopfregion) hat PRUVOT feine Fühlfäden („soies tactiles“) entdeckt. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß in den angeführten Fällen in diesen „boutons“ Sinnesorgane zu suchen sind, und es wäre nichts natürlicher als die Annahme, daß die becherförmige Hypodermisausstülpung bei *Pron. Sluiteri* als analoges Organ in zurückgezogenem Zustande aufzufassen sei. Dennoch bin ich von der Richtigkeit einer solchen Annahme noch nicht überzeugt. Alle in Frage stehenden Organe, die PRUVOT nach ihrer äußeren Erscheinung sehr klar und deutlich abbildet (22, bouton sensitif caudal de *Dondersia flavens* Fig. 82 u. 82 a; bouton caudal de *Paramenia impexa* Fig. 83; organe sensitif caudal de *Proneomenia vagans* Fig. 87), zeigen ausnahmslos eine regelmäßige Anordnung der Spicula, die viel kleiner sind als die gewöhnlichen Nadeln und auch in ihrer Form vollständig von den letzteren abweichen. Ferner sind, wie oben erwähnt, alle diese Organe besetzt mit einer größeren Anzahl feiner, nicht wimpernder Fäden (soies tactiles). In Bezug auf die histologische Struktur des Organs geben KOWALEVSKY et MARION einige Details: Bei *Lepidomenia hystrix* liegt am Grund des Organs unter der hier lokal verdickten Hypodermis eine zweite Lage großer Zellen, welche sie geneigt sind als nervöse Elemente zu be-

trachten. Bei *Proneomenia vagans* finden sie die Anlage mehrerer „boutons“, deren Bau aber wesentlich abweicht von demjenigen bei *Lep. hystrix*. Die Organe sind hier eingeschlossen in die Cuticula. Die Hypodermis buchtet sich konkav nach oben aus und wird mehrschichtig<sup>1)</sup>. Die Zellen der obersten Lage färben sich stark, während die Stielzellen des Organs alle hyalin sind. Die letzteren werden als nervöse Elemente betrachtet. Ganz gleich ist ein zweites, weiter vorn gelegenes Organ beschaffen. Eine dritte Hypodermisausstülpung scheint eine Gruppe von Schleimdrüsen darzustellen. Ein Nerv, der zu diesen Organen führen würde, ist nicht entdeckt worden.

Wenn ich das in Frage stehende Gebilde von *Pron. Sluiteri* in den Schnitten des Herrn Prof. LANG mit den von KOWALEVSKY et MARION bei *Lepidomenia hystrix* und von PRUVOT bei *Dondersia flavens*, *Paramenia impexa* und *Pron. vagans* entdeckten Organen vergleiche, so finde ich als übereinstimmend nur die Lage der betreffenden Bildungen. Die Hypodermisausstülpung von *Pron. Sluiteri* macht in den Schnitten nicht den Eindruck eines zurückgezogenen Organs (siehe Fig. 5). Aber auch angenommen, es würde ein solches vorliegen, und zugegeben, daß die charakteristischen feinen Fühlfäden in diesem Zustande nur schwer oder gar nicht sichtbar wären, so müßten doch die, wie es scheint, ebenfalls für die Organe charakteristischen kleinen Kalkplättchen neben den gewöhnlichen Spicula zu entdecken sein. Davon ist aber keine Spur sichtbar, auch HUBRECHT deutet nichts derartiges an. Die Hypodermisausbuchtung ist in die Cuticula eingeschlossen und hat keine direkte Berührung mit der Außenwelt. Die oben berührte Thatsache, daß KOWALEVSKY et MARION bei *Pron. vagans* außer einer kleineren weiter vorn gelegenen Hypodermisbildung (18b, Fig. 4, Pl. 3), welche, um mich des wörtlichen Ausdrucks der Autoren zu bedienen, „semble indiquer une sorte d'état intermédiaire entre le bouton sensitif en question et les papilles hypodermiques ordinaires“ (p. 33), noch zwei „boutons“ von genau gleicher histologischer Beschaffenheit gefun-

---

1) „La partie creuse ainsi produite par le refoulement de l'hypoderm est occupée par une formation cellulaire très apparente, dont la base consiste en plusieurs cellules fusiformes groupées en faisceaux et dont le sommet correspond à un seul élément cellulaire plus gros à moyau très net et à contenu d'aspect gélatineux“. pag. 32.



den haben, während nur ein posterio-dorsales Sinnesorgan vorkommt (18, Fig. A., Pl. 3; und 22, Pl. 31, Fig. 87), scheint mir auch einigen Zweifel zu rechtfertigen daran, daß diese Hypodermisausbuchtungen mit dem „organe sensitif caudal“ PRUVOT's identisch seien, um so mehr, als die „boutons“ wie bei *Pron. Sluiteri* von der Cuticularmasse bedeckt sind. Der Hypodermisausbuchtung kommt bei letzterer Form eine Einsenkung der Cuticula eine Strecke weit entgegen (siehe Fig. 5). Die dadurch entstandene Grube ist mit Detritus gefüllt, der durch eine schleimige Masse, welche von der äußersten Schicht der Integumentes nicht scharf gesondert ist, zusammengehalten zu werden scheint.

Die Hypodermis hat im Innern des Bechers einen spezifischen Charakter. Sie besteht aus einer einzigen Lage etwas länglicher, oft birnförmiger Zellen. HUBRECHT läßt unentschieden, ob sie bewimpert seien oder nicht. Die Frage darf entschieden verneint werden. Der Zellinhalt ist wenig gefärbt, deutlich gekörnelt und geht in die (schleimige?) Cuticularmasse über, welche die Höhlung zum Teil erfüllt. Ringsum sind am Innenrande der Vertiefung zahlreiche Drüsenzellen gelagert, die sich von den gewöhnlichen Cuticulardrüsen nicht zu unterscheiden scheinen. Die innere Becherwand ist offenbar sekretorisch tätig, die Außenwand wird durch gewöhnliche Hypodermis mit ihren oben besprochenen verschiedenartigen Drüsenfortsätzen gebildet.

Von vorn und hinten treten aus der Längsmuskulatur der Körperwand zahlreiche, sich häufig kreuzende Muskelfasern in das Organ.

Ob ein Nervenstrang, der ungefähr in der dorsalen Mediane gegen die Hypodermisausbuchtung verläuft, in dieselbe eintritt oder nicht, kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden, da das Präparat an der entscheidenden Stelle einen kleinen Riß hat. Irgendwelche Elemente, die als Sinnesorgane gedeutet werden könnten, habe ich weder in den Längs- noch in den Querschnitten gefunden. Der erwähnte, benachbarte Nerv scheint seine Fasern nur an die Muskulatur abzugeben.

Ein weiteres Epidermisorgan findet sich zu beiden Seiten des Tieres am Eingang in die Cloake, wo die Hypodermis sich blindsackartig in das Muskelgewebe einstülpt. HUBRECHT hat das Organ bei *Pron. Sluiteri* entdeckt und, ohne sich bestimmt über dessen Funktion auszusprechen, es mit einer primitiven Byssusdrüse verglichen. Er fand die Einstülpung gefüllt mit einem

wabigen Sekret, das nach außen sich in die gewöhnliche Cuticula verliert und von parallelen Röhren durchzogen ist, die zum Teil in eine centrale Höhlung münden. In den Röhren glaubte er ein feinfadiges Sekret zu sehen, was ihn veranlaßte, das Organ mit einer Byssusdrüse zu vergleichen.

Ein ähnliches Organ fand er bei *Neomenia*, gefüllt „with what looks like larges spicules perpendiculary placed, although calcareous matter does not seem to be contained in them“ (7, p. 12). Offenbar hatte HUBBRECHT sein Exemplar von *Pron. Sluiteri* vollständig entkalkt und nur Querschnitte zur Verfügung, deren Bilder eine Täuschung veranlaßten.

Das Epithel der Gruben ist die direkte Fortsetzung der Hypodermis und kleidet die Wände ringsum bis in die Tiefe aus. Gegen das blinde Ende hin legt es sich mehrfach in Falten und ist offenbar sekretorisch thätig. Der Hohlraum der Grube ist mit sehr langen Spicula dicht gefüllt und die ziemlich geringen Zwischenräume zwischen denselben mit einer Substanz, die am Rande der Grube in die gewöhnliche Cuticula unmerklich übergeht und von ihr wohl nicht wesentlich verschieden ist. Die Spiculabildung in diesen Gruben konnte nicht genau verfolgt werden, sie scheint in etwas anderer Weise vor sich zu gehen, als in der übrigen Cuticula. Ich konnte keine becherförmigen Spiculardrüsen entdecken. Die Nadeln scheinen von Zellen am Grunde und vielleicht auch an den Wänden der Grube gebildet zu werden und mit der Interspicularsubstanz nach außen zu wandern. Fig. 6 stellt einen Längsschnitt durch den Grund einer solchen Grube dar.

KOWALEVSKY et MARION (18) beschreiben für *Proneomenia vagans* eine gleich gelegene, verwandte Bildung als Begattungsorgan („spicule d'accouplement“). PRUVOT hatte Gelegenheit, dasselbe in 3 verschiedenen Entwicklungsstadien zu beobachten. Für *Neomenia carinata* sind von verschiedenen Autoren zwei seitliche „Penis“ nachgewiesen worden.

Es kommt mir wahrscheinlich vor, daß diese Spiculabündel von *Proneomenia* als Hilfsorgane bei der Begattung mitwirken; in welcher Weise — ob als Reiz-, Haft- oder wirkliches Begattungsorgan — muß spätere Beobachtung lebender Tiere entscheiden. Als Penis möchte ich das Organ in keinem Falle bezeichnen.

Obschon wir den zweiten Hauptbestandteil des Integumentes, die Cuticula, schon mehrfach erwähnt haben, müssen wir doch mit

einigen Worten darauf zurückkommen. HUBRECHT bezeichnet sie als eine chintinähnliche Masse, die durch Säuren und Alkalien keine sichtbare Veränderung erleidet, so daß nach Entkalkung die Hohlräume, in denen vorher die Spicula lagen, vollständig unverändert bleiben. Pikrokarmine färbt die Masse leicht rosa. Soweit sich nach fertigen Schnitten, vollständig und unvollständig entkalkten, ein Urteil bilden läßt, kann ich die Darstellung HUBRECHT's nur bestätigen. Die große Festigkeit und geringe Biegsamkeit der Tiere ist ohne Zweifel außer der Masse der eingelagerten Kalknadeln auch der Festigkeit der chitin-ähnlichen Cuticularsubstanz zuzuschreiben. KOWALEVSKY et MARION bezeichnen diese Bildung bei *Proneomenia vagans* als „une épaisse couche cuticulaire gélatineuse et élastique“; ebenso PRUVOT.

### Muskulatur.

Die Muskulatur der *Pron. Sluiteri* ist von HUBRECHT, und die mit ihr im ganzen übereinstimmende anderer Neomenien von den übrigen Autoren so vollständig beschrieben worden, daß ich mich nicht veranlaßt finde, ausführlicher darauf einzutreten. Ich begnüge mich damit, einige wesentliche Punkte anzuführen.

Wir finden:

1) Eine Schicht von Ringmuskulatur unter dem Integument und darunter eine Lage von Längsmuskeln, welche ventralwärts zu beiden Seiten über dem Fuße stark verdickt sind. Die beiden Schichten bilden den Hautmuskelschlauch.

2) Ringmuskulatur um den Vorderdarm und radiäre Muskelbündel zwischen diesem und der Körperwand, die in ihrer Gesamtheit als Pharyngealmuskulatur bezeichnet werden können.

3) Transverse Muskulatur, welche am Vorder- und Hinterende reichlich den Körper durchzieht und sich auch als eine Art Septen in der Region des Mitteldarmes in regelmäßigen Abständen wiederholt (Fig. 7). Die von den Seiten herkommenden Fasern kreuzen sich über dem Fuße.

4) Eine Muskelschicht („Septe“ der Autoren) über dem Fuß; sie bildet aber keine kompakte Platte, sondern besteht einfach aus einer Menge selbständiger, durch kleine Lücken voneinander getrennter Muskelbündel, die von einer Körperseite zur anderen ziehen.

5) Aufhängemuskulatur zur Befestigung des Darms und der Drüsen an der Körperwand.

6) Muskulatur der Drüsen.

7) Spinkter der Cloake.

Durch die in Punkt 3 angeführten Septen erscheint das Körperinnere segmentiert. Außerdem ist die Segmentation ausgesprochen durch die sich regelmäßig wiederholenden Darmausstülpungen, die Einschnürungen der Zwitterdrüse und teilweise durch das Nervensystem.

Fig 7. Querschnitt in der Region des Mitteldarms. 1 Mitteldarm, 2 rudimentärer Fuß, 3 in den Mitteldarm vorspringende Septen, 4 Hoden, 5 Ovarialteil der Gonade, 6 Cuticula (aus LANG, Lehrbuch d. vergl. Anat.).

### Der Fuß.

Der Fuß ist wenig entwickelt und stellt bloß eine Längsfalte der Körperwand (streckenweise mit sekundären Falten) dar, die sich von der ventralen Integumentbrücke hinter dem Munde direkt bis zur Cloakenöffnung erstreckt, aber nirgends über die Bauchgrube hinausragt (siehe 7, Pl. 2, Fig. 22 u. 24 und Pl. 3, Fig. 32). Er ist seiner ganzen Länge nach mit wimperndem Cylinderepithel bedeckt, ebenso die Wand der Bauchfurchen. Eine Ausnahme macht bei dem einen von Prof. LANG's Exemplaren eine schmale Strecke an der Cloakenmündung, wo eine einfache Spiculalage vollständig bis zur Fußwurzel reicht; beim zweiten Exemplare sehe ich hiervon nichts. Zu beiden Seiten des Fußes finden wir der ganzen Länge nach ein Drüsenpolster, bestehend aus einzelligen, birnförmigen Drüsen, die sich gegen das vordere und hintere Ende stark häufen. Den vorderen Theil dieser Drüse hat HUBRECHT als vordere Fußdrüse bezeichnet. Die Fußfurchen zeigen an ihrem vorderen Ende eine Einsenkung, und ihr Epithel ist ziemlich stark gefaltet, einen baumförmig verzweigten Ausführungsgang der Fußdrüse aber, wie ihn HUBRECHT beschreibt, kann ich weder in dem einen (Querschnitte), noch in dem anderen (Längsschnitte) von Prof. LANG's Exemplaren finden. Im übrigen stimmt

der Bau dieser Drüsenzellen vollständig überein mit der Beschreibung HUBRECHT's. Die Drüsenzellen sind umhüllt von einem feinen Netz von Bindegewebe. Ihr Protoplasma ist körnig und durchsichtig; der Kern tritt scharf hervor durch intensive Färbung. Neben diesen Zellen finde ich, hauptsächlich etwas in die Tiefe verlagert, aber nicht streng von den anderen geschieden, solche Zellen, deren Protoplasma sich durch das Karmin etwas gefärbt hat, sie scheinen jedoch nur in anderen Stadien der sekretorischen Thätigkeit zu stehen, wir finden auch zahlreiche Übergänge zwischen beiden Erscheinungsformen der Drüsenzellen.

Die Drüsen entleeren ihr Sekret in die Bauchfurche, indem es intercellulär durch das Epithel derselben dringt. Das Sekret ist Schleim, der, wie PRUVOT an anderen lebenden Neomenien beobachtet hat, bei Fortbewegung des Tieres die zurückgelegte Wegstrecke überzieht, an welchem die Tiere sich aber gelegentlich auch aufhängen können (22, p. 757), wie dies auch von anderen Mollusken (z. B. Schnecken) bekannt ist. Die „hintere Fußdrüse“, von der vorderen nicht scharf abgesetzt und wohl aus denselben Elementen gebildet, begleitet den Fuß seiner ganzen Länge nach zu beiden Seiten und setzt sich wie jene aus einer großen Zahl einzelliger Drüsen zusammen, die ihr schleimiges Sekret durch die Epidermis in die Bauchfurche ergießen. Gegen die Cloake hin findet wieder eine starke Anhäufung der Drüsenelemente statt. Sie finden sich dort in zusammenhängender Masse nicht nur zu beiden Seiten des Fußes, sondern auch über der ventralen Mediane. Nach HUBRECHT reagieren sie auf Pikrokarmin etwas anders als die gewöhnlichen Fußdrüsen. Ich finde jedoch mitten unter etwas abweichend gefärbten Drüsenzellen auch solche, die sich durch nichts von den gewöhnlichen Fußdrüsen zu unterscheiden scheinen, und glaube darum auch hier die etwas verschiedene Reaktion nur auf verschiedene Stadien der Sekretion beziehen zu müssen.

Die Bauchfurche zeigt hier Falten, die tief in die Drüse eindringen, deren Epithel aber dasselbe ist, wie in der Bauchfurche selbst. Die Drüsen öffnen sich wiederum intercellulär in diese Vertiefungen. Eine Verbindung der Bauchgrube mit dem Körperhohlraum, wie sie HUBRECHT auf einigen Schnitten gesehen zu haben vermutet, findet hier entschieden nicht statt. Hingegen kann ich bestätigen, daß die Drüsenmasse von den Pedalkommissuren aus innerviert wird.

### Das Nervensystem.

Wie schon HUBRECHT ausgeführt hat, stimmt das Nervensystem von *Proneomenia* im allgemeinen überein mit demjenigen der anderen Amphineuren. Ich lasse eine Vergleichung des Nervensystems von *Proneomenia Sluiteri* HUBRECHT (7), *Dondersia festiva* HUBB. (8), *Neomenia carinata* TULLB. (26), *Lepidomenia hystrix* KOWALEVSKY et MARION (18) und *Paramenia impexa* PRUVOT (22) folgen:

	Pron. Sluiteri HUBB.	Dondersia festiva HUBB.	Neom. carinata TULLB.	L. hystrix Kow. et MAR.	Param. impexa PRUVOT
1. Sublingualring	vorhanden	nicht nachgewiesen	vorhanden aber ohne Sublingualganglion	fehlt	unvollständig, Kommissur zw. d. Sublingualganglien fehlt
2. Cerebropedalkommissur	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden
3. Pedalnerven (doppelter Strang)	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden
Querkommissuren					
a) zwischen den vordersten Pedalganglien	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden
b) zwischen den hintersten Pedalganglien	vorhanden	vorhanden?	fehlt	vorhanden	fehlt
c) Übrige Pedalkommissuren	besonders hinten entwickelt	regelmäßig entwickelt	besonders vorn entwickelt	besonders in der Mitte entwickelt	unregelmäßig u. wenig entwickelt
d) Übrige Pedalganglien	undeutlich	sehr deutlich	undeutlich	undeutlich	undeutlich
4. Vordere Pleuralganglien (Visceralganglien)	fehlen	fehlen	vorhanden	vorhanden	fehlen
5. Pleuralnerven entspringen:	direkt aus dem Gehirn	aus der Cerebro-Pedalkommissur	aus den Visceralganglien	aus den Visceralganglien	aus dem Gehirn
6. Dorsale Kommissur zwischen den hinteren Pleuralganglien	vorhanden	?	vorhanden	vorhanden	vorhanden



Fig. 8. Schema des Nervensystems. 1 Cerebralganglion, 2 Laterallänge, 3, 4, 5 Ganglien der Laterallänge; von 4 u. 5 aus gehen dorsale Kommissuren zu den drei gegenüberliegenden Ganglien; 6 Sublingualganglion, 7 vorderes Pedalganglion, 8 rechter, 9 linker Pedalstrang, 10, 11 hintere Pedalkommissuren, 12 vorderste Pedalkommissur, 13 Sublingualkommissur.

Das Cerebralganglion von *Pronemena Sluiteri* ist wenig entwickelt, die beiden vorderen Pedalganglien (Fig. 8 7) oder die Pleuralganglien (Fig. 8 4) machen zusammen nahezu dieselbe Nervenmasse aus wie das Gehirn. Es besteht, wie alle übrigen Ganglien und die größeren Leitungsstränge aus einer Hülle von Nervenzellen und einer inneren fibrillären Masse (vide 7, Pl. 4, Fig. 41—44). Sechs Nervenpaare nehmen aus demselben ihren Ursprung.

Das 1. derselben geht auf der frontalen Seite ab. Jeder der beiden Nerven teilt sich sehr bald in 2 Äste, einen inneren oberen und einen äußeren unteren. Von den inneren Ästen geht fast unmittelbar nach dem Austritt aus dem Gehirn je ein Zweig nach unten und vorn. Die beiden Hauptäste lassen sich leicht verfolgen und besorgen unter Abgabe kräftiger Seitenzweige die starke Muskulatur des vorderen Körperendes.

Das 2. Nervenpaar entspringt unmittelbar hinter der Austrittsstelle des ersten Paares basal-

wärts aus dem Seitenteil des Gehirns, verläuft zunächst geradlinig lateralwärts, biegt dann nach unten und zieht, sich vielfach verzweigend, beiderseits gegen die Ränder der Mundhöhle, indem es sich in den Muskelbündeln daselbst verliert. Das 3. Paar geht wieder latero-basal aus dem Gehirn hervor und hat einen ähnlichen Verlauf wie das 2. Paar. Das 4. Nervenpaar geht aus der lateralen Mitte des Gehirns hervor und beteiligt sich stark an der Innervation der Körperwände. Ein Zweig geht rechts und einer links schief rückwärts nach unten. Sie bilden seitlich unten am Pharynx je ein Ganglion (Sublingualganglion) die durch eine

Kommissur miteinander in Verbindung stehen, wie dies auch HUBRECHT gefunden hat. Das 5. Nervenpaar bildet die Cerebro-pedal-Kommissur und stellt zusammen mit den im Vergleich zum Gehirn voluminösen vordern Pedalganglien und deren Querkommissur einen zweiten Nervenring um den Vorderdarm dar. Das 6. Paar tritt hinten oben aus dem Gehirn und hat die größte Querschnittfläche unter den Gehirnnerven. Es verläuft zunächst lateralwärts, dann schräg nach hinten und unten gegen die Körperwand, nahe bis zur lateralen Mitte derselben, um dann in ziemlich gerader Richtung bis gegen das Hinterende des Körpers zu ziehen. Es sind dies die beiden Lateralnerven.

Die Pedalnerven verlaufen von den vorderen Pedalganglien aus parallel bis zur Cloake. Im hinteren Teil derselben, in der Gegend unterhalb der Nephridien zählte ich 14 starke Querkommissuren, welche in ganz kurzen Zwischenräumen aufeinander folgen, ähnlich wie dies v. GRAFF für den vorderen Teil des Pedalnervensystems von *Neomenia carinata* TULLBG. beschreibt (3). Da, wo die Querkommissuren aus den Längsstämmen entspringen, finden sich kleine Anschwellungen, die in dem Schema Fig. 7 zu klein dargestellt sind, aber immerhin an Ausdehnung weit zurückstehen hinter den vorderen Pedal- und den Sublingualganglien.

HUBRECHT beschreibt für *Proneomenia* eine regelmäßige Reihe von Querkommissuren der Pedalnerven. Es ist mir nicht gelungen, dieselben ebenfalls nachzuweisen. Wohl sehe ich weiter vorn in ziemlich regelmäßigen Zwischenräumen Nerven aus den Längsstämmen in die Fußgegend sich abzweigen, aber eine Vereinigung derselben von beiden Seiten her kann ich nicht auffinden. Sie sind auch viel dünner als die kräftigen Pedalkommissuren unter der Nephridialgegend und haben eine andere Lage. Die letzteren stehen senkrecht zu den Längsstämmen und sind ganz direkte Verbindungswege, die mehr oder weniger horizontal, und nicht in die Fußgegend verlaufen, wie dies HUBRECHT darstellt auf Pl. 2, Fig. 24, die anderen aber entspringen den Längsstämmen unter spitzem Winkel, ziehen schief abwärts in die Fußmuskulatur und verzweigen sich dort (siehe Fig. 8).

Der Verlauf der Lateralnerven ist zum Teil oben schon angedeutet worden. Sie ziehen vom Vorderteil des Körpers ziemlich in der lateralen Mitte nach hinten, wo sie, in der Nähe des Rectums angelangt, ein Ganglion bilden. Dann wenden sie sich mehr innere und etwas abwärts, um

seitlich, nahe der Basis des Rectums, zwischen diesem und den Nephridien eine starke Anschwellung (Fig. 8 4) zu bilden; hierauf setzt sich der Strang gegen die Cloakengegend fort und endet in einem Schlußganglion (Fig. 8 5) von geringerer Größe. Von diesen beiden Ganglien gehen dorsalwärts Kommissuren aus, die hintere über die Mündung des Rectums in die Cloake, die vordere über das Rectum. Beide Kommissuren sind so stark wie die dicksten Pedalkommissuren. HUBRECHT schon hat die Vermutung ausgesprochen, es möchten die Lateralstränge durch eine dorsale Kommissur in der Analgegend verbunden sein. Wir finden also seine Vermutung durch die Existenz zweier Kommissuren mehr als bestätigt.

Wie vom Gehirnganglion aus in das vordere Körperende, so gehen von den letzten Lateralganglien aus in das hintere Ende des Körpers zahlreiche Nerven aus, die sich in der dichten Muskulatur dieser Region reichlich verzweigen. Der ganzen Länge der Lateralnerven nach finden sich in regelmäßigen Abständen deutliche Ganglien. Von diesen aus gehen Verzweigungen, welche die Muskulatur der Körperwand und der Septen innervieren, die einen dieser Zweige gehen dorsalwärts, die anderen ventralwärts, und zwar die Hauptstämme unmittelbar unter dem Hautmuskelschlauch. Die dorsalen Zweige geben meist in regelmäßigen Abständen Seitenzweige an die Muskelbündel ab und lassen sich vielfach bis gegen die dorsale Mediane hin verfolgen, eine Vereinigung der links- und rechtsseitigen Zweige habe ich nicht gesehen. Die Verzweigungen der ventralen Äste sind komplizierter und im Hautmuskelschlauch bis unterhalb der Pedalstränge zu verfolgen. HUBRECHT findet, daß „a regular series of transverse commissures, similar to those between the two pedal nerves, connect the two lateral with the two pedal nerves“ (7, p. 20, und Pl. 4, Fig. 40). Die regelmäßige Folge der dorsalen sowohl als der ventralen Seitenzweige der Lateralnerven haben wir bereits bestätigt, regelmäßige Verbindungsstränge zwischen Lateral- und Pedalnerven hingegen konnte ich nicht auffinden, höchstens hie und da eine ganz feine Anastomose.

Viele Nervenstämme namentlich am vorderen und hinteren Körperende nehmen von ihrem Ursprung bis zum Ende sehr unregelmäßig an Dicke ab. Häufig zeigen sie unregelmäßige, fast bandartige Verbreiterungen. Sekundäre und tertiäre Verzweigungen erreichen nicht selten die Dicke des primären Nerven.

### Kreislauf und Respiration.

In Bezug auf die Kreislauf- und Respirationsverhältnisse herrscht noch einige Unklarheit. HUBRECHT bezeichnet den Blutkreislauf „mit Ausnahme eines dorsalen und eines ventralen Sinus“ als vollständig lakunär. Ich möchte auch diese „Ausnahme“ streichen, denn irgendwelche besondere Wandung kann ich an diesen Blutwegen nicht entdecken, sie unterscheiden sich von den übrigen zahlreichen Lakunen des Körpers durch nichts, als durch ihre Lage. Der sogenannte Rückensinus bildet denn auch durchaus kein einheitliches Gebilde, sondern besteht aus einer großen Anzahl von langgestreckten Hohlräumen, zwischen denen vielfach Muskelzüge verlaufen. Auf größere Strecken wird diese Blutbahn aus der dorsalen Mediane vollständig verdrängt durch die vollkommen an die Körperwand hinauf rückende Zwitterdrüse, so daß das Blut seinen Weg zu beiden Seiten dieses Organes suchen muß, was nicht der Fall sein könnte, wenn ein wirklicher, mit eigener Wandung ausgestatteter Blutsinus vorhanden wäre.

Das Herz hängt, wie schon HUBRECHT beobachtet hat, in den hintern Teil des Pericardiums hinab und ist an der Körperwand aufgehängt, welche, wie HUBRECHT ebenfalls erwähnt, die eigene Wand des Organs nach oben ersetzt. HUBRECHT bezeichnet das Herz als sackförmig, mit radialen Fasern durchsetzt und mit Wänden, in denen eine starke Entwicklung von Muskelgewebe und außerdem auch Bindegewebe vorhanden ist. KOWALEVSKY und MARION (18) geben für *Proneomenia desiderata* und *Pron. aglaopheniae* Abbildungen des Herzens. Das Herz der letzteren Form erscheint zweihöhlig (coeur „a deux loges“). PRUVOT (22) bezeichnet das Herz der Neomenien nur als kontraktilen Teil des Sinus dorsalis, welcher von einer Einbuchtung des Eiersackes (poche ovigère = Pericard) gebildet werde (22, Pl. 27, Fig. 15, 19). Wir kommen bei Besprechung des Urogenitalapparates hierauf zurück. Das Herz der *Proneomenia* besteht in der That aus zwei dorsalen Einstülpungen des Pericards, einer vorderen und einer hinteren, die nach oben offen bleiben, wie die beiden Exemplare des Herrn Prof. LANG übereinstimmend zeigen. (Das eine Exemplar ist in der Herzgegend in Quer-, das andere in horizontale Längsschnitte zerlegt.) Die hintere dieser nach oben offenen, beziehungsweise durch „gedeckten Taschen liegt mit ihrem oberen

und hinteren Ende, hier im Horizontalschnitt ein gleichschenkliges Dreieck bildend, unmittelbar zwischen den Mündungen der Nephridien in das Pericard und steht hier insoweit in offener Verbindung mit Lakunen im dorsalen Hinterteil des Körpers, als die letzteren vom Herzen nicht abgeschlossen, sondern nur in allen Richtungen von zahlreichen Muskelfasern durchzogen sind, zwischen denen Blutkörperchen in großer Anzahl liegen. Die Spitze des oben genannten Dreiecks ist nach vorn gerichtet, und hier steht die hintere Tasche des Herzens mit der vorderen in offener Kommunikation. Schreiten wir in der Serie der Horizontalschnitte etwas ventralwärts vor, so treffen wir jederseits einen etwas nach vorn gerichteten seitlichen Anhang an, der in manchen Schnitten zu der Vermutung Anlaß giebt, diese Anhängsel möchten als Vorhöfe aufzufassen sein, wie dies HENSEN that. Allein sowohl die Horizontal- als auch die Querschnitte zeigen, daß diese Ausstülpungen wohl mit dem Herzen in durchaus offener Verbindung stehen, aber mit keiner anderen Blutbahn zusammenhängen, also auch nicht als Vorhöfe betrachtet werden können, es sei denn, daß wir eine Rückbildung im Laufe der phylogenetischen Entwicklung voraussetzen. Als Urtypus des Mollusken müssen wir wohl Formen annehmen, welche Kiemen und Vorhöfe besaßen (19). Es ließe sich denken, daß die Kiemen infolge der Lebensweise der Tiere im Schlamm sich zurückgebildet hätten, da sie, fortwährend von Schlamm bedeckt, nicht richtig funktionieren konnten, so daß die Atmung in anderer Weise vollzogen werden mußte. Die Thatsache, daß bei näheren und fernerer Verwandten unter den tiefstehenden Mollusken (*Neomenia*, *Chaetoderma*, *Chiton*) Kiemen vorkommen, bei der letztgenannten Form auch deutliche Vorhöfe entwickelt sind, dürfte dieser Annahme zur Stütze dienen. Setzen wir dieselbe einmal als richtig voraus, so wird es auch verständlich sein, daß mit den Kiemen auch die Blutwege, welche das Herz mit demselben verbanden, sich zurückbildeten und die Vorkammern zur Vergrößerung des Herzens mehr und mehr in dasselbe einbezogen wurden. So überlegend, könnte man die beiden seitlichen Aussackungen des Herzens als rudimentäre Vorhöfe auffassen. Einer solchen Annahme gegenüber scheint mir jedoch der primitive Zustand des Herzens selbst in die Wagschale zu fallen. Da die Ränder des Pericards sich oben nicht schließen, bleibt das Herz gewissermaßen auf embryonalem Entwicklungsstadium stehen, ein Verhalten, das mit der gleichzeitigen Ausbildung abgeschlossener Vorhöfe kaum in Einklang zu bringen

wäre, und doch ist andererseits nicht recht einzusehen, warum das Herz selbst aus einem ursprünglich vollkommenen Zustand in ein embryonales Stadium zurückgesunken sein sollte. Ich wage es nicht, eine bestimmtere Ansicht darüber auszusprechen, ob der Zustand des Herzens ein ursprünglicher sei, in welchem Falle von Vorkammern nicht gesprochen werden könnte (Ansicht PRUVOT's), oder ob die schon von HUBRECHT erwähnten Herzanhänge von *Pron. Sluiteri* (ha Fig. 9) als rudimentäre Vorkammern aufgefaßt werden dürfen. Vielleicht giebt später die Ontogenie des Tieres hierüber besseren Aufschluß.

Die hintere Herztasche läßt auf Querschnitten leicht 2 Abteilungen unterscheiden, eine obere und eine untere. Die letztere ist stark und unregelmäßig kontrahiert und von der ersteren durch dicht stehende Muskelbündel getrennt, jedoch nur unvollständig, so daß die Blutkörperchen zwischen den Muskelfasern durchpassieren können. Die Wand der unteren Herzabteilung ist vielfach gefaltet, eine Folge der Kontraktion der Muskelfibrillen, die sich an dieselbe ansetzen. Das Blut ist aus dem unteren Herzteil nahezu ausgepreßt, desto dichter stehen die Blutkörperchen in der oberen Abteilung. Auch diese ist von Muskelfasern durchzogen, doch fallen dieselben der Menge der Blutkörperchen wegen, und weil sie nicht kontrahiert sind, weniger ins Auge. Eine Abbildung wird übrigens die Verhältnisse besser klarlegen als eine lange Beschreibung (Fig. 9).

Die vordere Tasche des Herzens ist insofern einfacher gebaut, als sich an derselben nicht zwei besondere Abteilungen unterscheiden lassen; im übrigen ist der Bau ein ähnlicher.

Die Lagebeziehung beider Herztaschen ist schematisch dargestellt in Fig. 9a.

Von der vorderen Herztasche aus gelangt das Blut zunächst durch ein Geflecht von Muskelfasern, welche Hohlräume zwischen sich offen lassen, auf der Rückenseite, zunächst unmittelbar unter der Körperwand, nach vorn. Weiter findet das Blut seinen Weg zwischen den Ausführgängen der Zwitterdrüse hindurch und wendet sich dann, da dieses Organ stellenweise ganz an die obere Körperwand hinaufrückt, seitlich nach unten, um die Hohlräume zwischen Zwitterdrüse und Darmsäcken zu passieren. An Stellen, wo die erstere, von der dorsalen Körperwand sich lostrennend, etwas nach unten rückt, ist sie durch Muskelstränge an derselben aufgehängt, und zwischen diese Stränge treten Blutkörperchen in Menge ein, ebenso zwischen die Aufhängebänder des Coecums im



vorderen Körperteil. Bei schwacher Vergrößerung hat es oft den Anschein, als wären hier scharf abgegrenzte Bluträume vorhanden, bei stärkerer Vergrößerung sieht man jedoch, daß die Aufhängebänder nicht aus kontinuierlichem Gewebe aufgebaut sind, sondern überall nur aus einzelnen, losen Fasern bestehen, die zwischen sich Blutkörperchen in großer Zahl durchtreten lassen. Wir haben es also auch hier nur mit Lakunen, nicht mit geschlossenen Blutbahnen zu thun.

Das Vorderende des Körpers ist stark mit Blut gefüllt. Außerordentlich dicht gedrängt sind die Blutkörperchen in den Mundfalten, die in den Hohlraum des Mundes vorspringen. Dort ist das Blut nur durch eine einzige Schicht von Wimperzellen von allfällig durch den Mund aufgenommenem Meerwasser getrennt. Der „ventrale Sinus“, den HUBRECHT für *Proneomenia Sluiteri* anführt und der von anderen Forschern bei verwandten Species ebenfalls als solcher benannt wird, bildet ebensowenig einen geschlossenen Blutweg wie der „Rückensinus“. Das „Septum“, welches den „ventralen Sinus“ von den übrigen Lakunen des Körpers trennt, besteht keineswegs aus dicht zusammenhängendem Gewebe, sondern nur aus einer Masse von Muskelfasern, die zwischen sich Spalten offen lassen und den Durchtritt der Blutzellen gestatten. Ich finde in der ganzen Länge des „Septums“ zwischen den Muskelfasern sehr zahlreiche Blutkörperchen, viel mehr als im „Sinus“ selbst. Möglich, aber nicht sehr wahrscheinlich ist, daß sie durch die Präparation zum Teil aus dem letzteren weggeschwemmt worden sind (nicht sehr wahrscheinlich darum, weil das Fehlen der Blutzellen im „ventralen Sinus“ in den meisten Schnitten auffällt, während doch andere Hohlräume in denselben Präparaten ganz damit ausgefüllt sind). Ein wirklicher Sinus kann diese Höhlung auch darum nicht sein, weil sie hinten einfach aufhört, blind endigt, indem das „Septum“ sich der Muskulatur der Körperwand anschließt. Ähnlich scheinen diese Verhältnisse bei anderen Neomenien zu sein (v. GRAFF, 3, PRUVOT, 22). Bezüglich der Atmung kann ich nur bestätigen, was HUBRECHT schon mitgeteilt hat. Ein lokalisiertes Atmungsorgan wie bei *Neomenia* und *Chaetoderma* ist nicht vorhanden, dagegen sind die Stellen, wo vermutlich Gasaustausch mit der Umgebung stattfinden kann, zahlreich. Die Falten der Mundhöhle sowohl wie des Rectums sind zahlreich und groß und ganz prall mit Blutkörperchen gefüllt. Das Blut ist hier nur durch eine Zellenlage von durch Mund oder Cloake eindringendem Meerwasser getrennt, und diese

Zellen sind lang bewimpert. Massenhaft sind die Blutkörperchen auch überall zwischen den Aussackungen des Mitteldarms, der ebenfalls nur eine einzige Zellenlage dick ist. Es erscheint demnach wahrscheinlich, daß der Darm in seiner ganzen Ausdehnung auch mit der Funktion der Atmung betraut ist.

Die Blutkörperchen sind rundlich, verhältnismäßig groß und ihr Kern wandständig. Die von HUBRECHT beschriebene spindelförmige Struktur in ihrer Achse finde ich nirgends, sie darf wohl der Einwirkung der Reagentien zugeschrieben werden.

### Der Verdauungsapparat.

Der Verdauungsapparat läßt leicht drei Hauptabschnitte unterscheiden: Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm. Vorder- und Enddarm sind kurz, der Mitteldarm hingegen nimmt den größten Teil des Körperhohlraums in Anspruch. Der Übergang vom Vorderdarm zum Mittelstück ist ein plötzlicher, derjenige vom letzteren zum Enddarm weniger unvermittelt.

Die Mundöffnung (o Fig. 1) liegt in der ventralen Mediane nahe dem vorderen Körperende und stellt eine Längsspalte vor. Die Spicula tragende Cuticula setzt sich ziemlich tief in die Mundspalte fort, unmittelbar bis an die Grenze der geräumigen Mundhöhle (Fig. 10) und ist auch hier von einer Schicht anscheinend durch Schleim zusammengehaltenem Detritus überkleidet. Die Mundhöhle setzt sich etwas über das Vorderende der Mundspalte hinaus fort, indem sie sich allmählich verengt. Ihre Wandung trägt in diesem Teile zahlreiche zottenartig vorspringende Papillen (Fig. 11), die sich an der rechten und linken Seitenwand der Mundhöhle nach hinten eine Strecke weit fortsetzen. Diese Zotten sind ganz anders gebaut als die übrigen Mundfalten, von denen wir unten sprechen. Fig. 11 zeigt ihre Anordnung im präoralen Teil der Mundhöhle, deren laterale und frontale Wand sie vollständig einnehmen, wie auch aus HUBRECHT's Fig. 29, Pl. 3, die einen Horizontalschnitt darstellt, ersichtlich ist. Weiter rückwärts werden die Papillen unten und oben zurückgedrängt, indem von der Basis der lateralen Mundwand aus, sowie oberhalb der Zotten rechts und links je eine große hohle Falte ins Lumen der Mundhöhle vorspringt (Fig. 10). Die Zotten zeigen, in verschiedenen Richtungen der Länge nach geschnitten, immer dasselbe Bild. Fig. 12 stellt den Längsschnitt durch eine Zotte bei stärkerer Vergrößerung dar.

Das Epithel der Mundhöhle geht direkt in das Gewebe der Zotte über, welches rings um die centrale Achse nur eine Zellschicht mächtig ist und ein ziemlich hohes Cylinderepithel bildet. Die Nuclei liegen der Achse nahe und heben sich nicht besonders deutlich vom übrigen Plasma ab, besitzen aber einen intensiv gefärbten Nucleolus. Der übrige Zellinhalt ist gekörnelt und das ganze Gebilde von einem Saum umhüllt, der cuticulärer Natur zu sein scheint. Wir haben es hier offenbar mit einem spezifischen Organ zu thun. HUBRECHT ist geneigt, ihm die Funktion als Kieme zuzuschreiben. In diesem Punkte bin ich anderer Ansicht.

An Molluskenkiemen treffen wir immer ein Wimperepithel, das für die Zufuhr von frischem Atmungswasser sorgt, als äußere Begrenzung. Hier ist aber ein Wimperepithel nicht vorhanden. Wo Gasaustausch stattfinden soll, da muß das Blut freien Zutritt haben, in diese Zotten tritt aber kein Blut ein. Sie sind gegen die Wand der Mundhöhle hin geschlossen, nur einige axile Fibrillen treten ins Innere der Zotte ein. Ob es nervöse Elemente oder bloße Stützgebilde sind, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls hat das Organ mit der Atmung nichts zu thun. Es ist wohl dasselbe, was KOWALEVSKY et MARION für *Proneomenia vagans* als „papilles labiales“ bezeichnen (18, Pl. 3, Fig. 6), doch sollen diese bewimpert sein, was bei *Pron. Sluiteri*, wie schon gesagt, nicht der Fall ist; außerdem finden dieselben Autoren Ganglien über der Basis der Papillen, die ich in den Präparaten des Herrn Prof. LANG nicht entdecken kann. Damit will ich jedoch keineswegs die Ansicht der oben genannten Forscher anzweifeln, daß diese Zotten ein Sinnesorgan (Tastorgan?) darstellen, welches durch Kontraktion der Mundmuskulatur aus der Mundhöhle vorgestreckt werden kann.

Einen ganz anderen Bau zeigen die übrigen Falten der Mundhöhle. Jederseits treffen wir zwei Säcke an, die eine Querschnittsfläche ungefähr von der Größe eines Kiemenblättchens von *Gammarus pulex* besitzen. Ihre Wandung besteht aus einer einzigen Lage von Cylinderepithel, das mit langen Cilien besetzt ist. Ihr Innenraum ist mit Blutkörperchen prall gefüllt. An ihrer Basis steht der Innenraum der Falten in vollständig offener Verbindung mit den blutführenden Lakunen des Körpers. Die Muskelfasern, welche den Faltenraum durchziehen und sich an dessen Wandung anheften, machen es wahrscheinlich, daß sie durch Kontraktion die Blutkörperchen hinauspressen und den Hohlraum neu füllen

können, während die langen Wimpern für frisches Atmungswasser sorgen. Die Ansicht HUBBRECHT's, daß durch die dünne Wandung dieser Falten ausgiebiger Gasaustausch stattfinden könne, ist gewiß gerechtfertigt. Ja man dürfte wohl diese Ausbuchtungen der Mundhöhle geradezu als (sekundär entstandene) Kiemenwülste bezeichnen.

Auch die Decke der Mundhöhle zeigt Einbuchtungen und vielfache Fältelung. Eine solche größere Einbuchtung ist in dem Schnitt Fig. 10 *df* getroffen. Außer den drei bedeutenderen außen bewimperten Bluträumen im vorderen Teil der Mundhöhle (Fig. 11 *brl*) finde ich an der Munddecke keine erheblichen mit Blut gefüllten Aussackungen.

In der Decke der Mundhöhle ist reichlich Muskulatur entwickelt.

Im Grunde des Oesophagus liegt in einer Einsenkung verborgen eine winzig kleine Radula. Vor derselben erhebt sich in der Radulatasche eine Falte, deren Spitze aus hohem Säulenepithel besteht, welches nach vorn in das gewöhnliche Epithel des Oesophagus, nach unten und hinten in das Gewebe übergeht, welches die Reibplatte der Radula trägt (Fig. 13).

Die Radula liegt auf einem muskulösen, mit einer Epithelschicht überkleideten Wulste, der Zunge (*s*). An der Basis des hinteren Zungenendes findet sich ein Polster von hohen, dünnen Cylinderzellen (Fig. 14 *odb*), entsprechend den Odontoblasten, wie sie RÖSSLER (25) bei seinen erfolgreichen Untersuchungen an Prosobranchien, Placophoren, Cephalopoden und Heteropoden gefunden hat. Ihr gekörnelter Inhalt geht in das hintere Ende der Radulaplatte über.

An das Polster schließen sich, das hinterste Ende der Radulaplatte überlagernd, unregelmäßig geordnete Zellen. Die ganze histologische Beschaffenheit der Radulabasis wiederholt den Typus, wie ihn RÖSSLER für die oben genannten Mollusken schildert. Wir dürfen daher annehmen, daß die Bildung der Radula in ähnlicher Weise vor sich gehe, wie bei den Placophoren.

Die Form der Zähne ist aus den Figuren 14 und 15 ersichtlich. Ich zählte auf Querschnitten 15 Längsreihen. Wie viele Zähne auf einer solchen stehen, habe ich nicht ganz sicher feststellen können, es sind ihrer etwa 60. Alle Zähne sind gleich beschaffen.

Das ganze Gebilde macht den Eindruck eines kümmerlich entwickelten Organs, mit dem das Tier wenig ausrichten wird.

Knorpelgewebe an der Basis der Zunge fehlt, hingegen finden wir zur Seite der Radula in Muskel- und Bindegewebe eingelagert, wie auch HUBRECHT meldet, große Zellen, die an primitives Knorpelgewebe erinnern.

Statt eine detaillierte Beschreibung davon zu geben, verweise ich auf Figg. 13—16, wo diese Verhältnisse dargestellt sind.

Die langen, paarigen Speicheldrüsen, die sich auf der Bauchseite weit nach hinten erstrecken, und ihre gemeinschaftliche Einmündung in den Pharynx sind von HUBRECHT beschrieben worden, und ich finde seine Angaben durch die Präparate des Herrn Prof. LANG bestätigt, ebenso seine Darstellung des Ösophagealepithels.

Auch bezüglich der Beschaffenheit des Mitteldarms bleibt mir im wesentlichen nur übrig, die Untersuchungen HUBRECHT's zu bestätigen. Der Mitteldarm zeichnet sich aus durch seine reiche und regelmäßige Gliederung. Eine Ansicht unter Lupenvergrößerung, die Herr Prof. LANG gezeichnet und mir gütigst zur Verfügung gestellt hat, zeigt Fig. 17. — Vom centralen Darmlumen

Fig. 17. Längsschnitt durch die Region des Mitteldarms. Oben die Zwitterdrüse, darunter die Darmnischen 1., 2., 3. Ordnung. Originalzeichnung von Prof. Dr. A. Lang.

gehen zahlreiche, regelmäßig angeordnete Falten nach den Seiten hin und bilden nischenartige Ausbuchtungen. Man kann dreierlei Falten unterscheiden: primäre, sekundäre und tertiäre, die in ganz regelmäßiger Folge miteinander wechseln. Diese Regelmäßigkeit in der Gliederung des Darmes vermisste ich in HUBRECHT's Fig.

48 (7). Das centrale Darmlumen macht in den Schnitten etwa ein Drittel der ganzen Darmbreite aus, während jederseits ein Drittel auf die Ausbuchtungen kommt. Die centralen Partien des Darmkanals bestehen aus einer Schicht von Wimperzellen. Die Aussackungen dagegen sind durchaus drüsiger Natur und sondern Sekretballen in großer Menge ab. Sie dürften eine Hepatopankreas darstellen, die auch beim ausgewachsenen Tiere auf embryonalem Stadium stehen bleibt. Statt einer ausführlichen Beschreibung gebe ich in Fig. 19 eine Abbildung der histologischen Struktur des Darmkanals. Sie stimmt im ganzen überein mit der Darstellung HUBRECHT's.

Dorsalwärts dringt eine Darmfalte tief in die Zwitterdrüse hinein und scheidet diese in ihrem ventralen Teil in eine rechte und linke Hälfte. Das obere Ende der Falte verläuft nicht in gerader Linie, sondern im Zickzack, was auf Horizontalschnitten sehr schön zu sehen ist. Das Epithel dieser dorsalen Ausbuchtung ist sehr lang bewimpert und entbehrt der Drüsenzellen vollständig.

Eine blindsackförmige Ausstülpung („Coecum intestinale“) zieht sich vom Mitteldarm aus dorsalwärts über die Pharyngealpartie weg und endet in der Nähe des Cerebralganglions. Die dorsale Wand derselben ist größtenteils und namentlich in der Mediane lang bewimpert, die übrige Wand besteht aus Drüsenepithel wie die übrigen Darmaussackungen.

Die Zwischenräume zwischen den Darmfalten sind wie bei HUBRECHT's Exemplaren größtenteils mit Blutkörperchen dicht gefüllt und von Strecke zu Strecke mit enger zusammenhängenden Muskelfasern, den sogenannten Septen, durchzogen. Andere radiär verlaufende Muskelbündel heften den Darm an der Körperwand fest.

Das Rectum ist vollständig mit langbewimpertem Epithel ausgekleidet und tief gefaltet (Fig. 20). Eine Lamelle von Ringmuskulatur umgiebt den Enddarm, und zwischen dieser und der Darmwand liegen massenhaft Blutkörperchen, so daß die Hohlräume ganz von denselben ausgefüllt erscheinen (Fig. 20). Es stimmen auch diese Verhältnisse mit den Befunden HUBRECHT's vollständig überein.

Der Darminhalt beider Exemplare von *Pron. Sluiteri*, die mir zur Untersuchung vorgelegen sind, besteht hauptsächlich aus Sekretballen, die sich in vielen Darmnischen in großer Menge angehäuft haben, aus Klümpchen aufgenommener Nahrung, deren



Herkunft ich nicht bestimmen kann, ferner aus kleinen Krebsen (Entomostraken), deren Muskulatur zum Teil noch deutlich erhalten ist. Ich fand in Vorder- und Mitteldarm solche Cruster in Mehrzahl, so daß die Annahme, sie möchten zur natürlichen Nahrung des Tieres gehören, wohl kaum zu bestreiten ist. HUBRECHT fand in der Cloake eines seiner Exemplare einen Faecesklumpen mit Diatomeenschalen, weshalb er diese Algen als die natürliche Nahrung des Tieres betrachtet. Das eine schließt aber das andere nicht aus, es scheint also *Pron. Sluiteri* sowohl pflanzliche als tierische Stoffe zu ihrer Ernährung zu benützen.

### Das Urogenitalsystem.

*Pron. Sluiteri* ist ein Hermaphrodit mit sehr voluminöser Zwitterdrüse. Diese liegt dorsal zwischen Körperwand und Darm, an welchen sie sich eng anschließt. Sie reicht vom Pericard bis zur Pharyngealgegend und ist deutlich doppelt angelegt. Die beide Hälften trennende Scheidewand verläuft jedoch nicht in der dorsalen Mitte, sondern wendet sich zickzackförmig oder bogig nach links und rechts, wie der Horizontalabschnitt Fig. 21 zeigt. Die Scheidewand folgt unten dem zickzackförmigen Verlauf der in die Zwitterdrüse hinaufgehenden Darmrinne. An der vorderen Spitze und nach hinten gegen das Pericardium hin trennen sich die beiden Hälften der paarigen Zwitterdrüse, und jede geht hier über in einen kurzen Gang, der die reifen Geschlechtsprodukte ins Pericard hinein leitet („Pericardialgänge“ WIRÉN, 28). Im Pericard fand ich keine Geschlechtsprodukte, doch ist nicht daran zu zweifeln, daß sie diesen Sack, worin bei verwandten Formen Eier oder Spermatozoen gefunden wurden (HUBRECHT, TULLBERG, KOWALEVSKY et MARION, PRUVOT) passieren. Aus dem Pericard („egg-bag“ TULLBERG's, „poche origère“ PRUVOT's) führen zwei Röhren zunächst nach hinten (Fig. 22 n), dann in einem Bogen lateralwärts nach unten, hierauf wieder nach vorn und etwas aufwärts, gleichzeitig ihren Querschnitt verkleinernd, um dann plötzlich umzubiegen in die großen Drüsen *DD* (Fig. 22).

Unmittelbar vor der Umbiegungsstelle mündet in die Röhren jederseits eine schlauchförmige Drüse (Fig. 22 vs). Die Bilder, welche ich von dieser letzteren erhalte, decken sich nicht mit der Darstellung HUBRECHT's. Während dieser Forscher sie als ein netzartig verzweigtes Organ abbildet, finde ich einen unverzweigten, gewundenen Schlauch. Namentlich die Horizontalschnitte

haben mir ganz untrügliche Bilder geliefert, wie sie HUBRECHT offenbar bei seinem einzigen unverletztem Exemplar nicht zur Verfügung standen. Die großen Drüsen *DE* (Fig. 22) besitzen ein gemeinsames Endstück mit breiter Mündung in die Cloake. Die selbständigen Seitenstücke sind durch zwei Einschnürungen in drei Abteilungen gegliedert (1, 2, 3, Fig. 22).

Daß die Zwitterdrüse durch eine in Querfalten gelegte Scheidewand in eine rechte und eine linke Hälfte getrennt wird, ist oben schon bemerkt worden. Die Scheidewand bildet ein strukturloses, an einzelnen Stellen schwach faseriges Häutchen. Durch das ganze Organ hindurch liegt demselben das Keimepithel unmittelbar auf (*ke* Fig. 23). Dieses besteht aus Eizellen und Spermatoblasten. Im dorsalen Teil der Zwitterdrüse sind nur Eizellen vorhanden, im ventralen Teil dagegen finden sich auch Spermatozoen-Mutterzellen. Die beiden Elemente sind in jungen Stadien nicht voneinander zu unterscheiden. Die Eizellen bleiben lange Zeit in Verbindung mit der Scheidewand und werden langgestreckt-birnförmig (Fig. 21 u. 23). Sie enthalten einen großen, nach Behandlung mit Lithionkarmin wenig tingierten Nucleus und zwei sehr intensiv gefärbte Nucleoli, von denen der eine den andern an Größe meist vielfach übertrifft. In dieser Beziehung weicht *Pron. Sluiteri* ab von *Chaetoderma nitidulum* Lovén, das kürzlich von WIRÉN (28) ausführlich beschrieben worden ist, und bei welchem der genannte Forscher nie zwei Keimflecke gesehen hat. Auch die Entwicklung der Eier stimmt im einzelnen nicht mit derjenigen bei *Chaetoderma* überein. Während WIRÉN bei diesem in den Keimkernen ursprünglich gar keinen Keimfleck, sondern „nur eine Menge gleichförmiger Körner“ findet, besitzen, wie auch HUBRECHT mitteilt, schon ganz kleine Eizellen mindestens einen deutlichen Nucleolus.

Auch die Beobachtung HUBRECHT's, daß gelegentlich drei Nucleoli vorkommen, kann ich bestätigen, hingegen finde ich im Gegensatz zu HUBRECHT, daß die Eier von einer deutlichen, wenn auch zarten Membran umgeben sind. Ob dieselbe von der Eizelle selbst ausgeschieden oder von einer Art Follikelepithel geliefert wird, wie nach WIRÉN bei *Chaetoderma*, kann ich nicht sicher entscheiden. Einen Kern, wie ihn WIRÉN auf Taf. VI, Fig. 2 (28) in der Eihülle von *Chaetoderma* abbildet, habe ich nirgends gefunden.

Weder HUBRECHT noch irgend ein anderer Forscher erwähnt das Vorhandensein eines Follikelepithels bei Neomenien; dagegen

beschreibt WIRÉN ein solches für *Chaetoderma nitidulum* LOVÉN (28). Ein Epithel, allerdings ein sehr reduziertes und nicht überall deutlich sichtbares, das als Follikelepithel gedeutet werden kann, findet sich bei *Pron. Sluiteri* ebenfalls vor (Fig. 23 *fe*). Es besteht aus Zellen mit sehr kleinen Kernen, welche häufig durch Plasmafibrillen an der Scheidewand befestigt zu sein scheinen. Möglich ist allerdings, daß die faserige Struktur des Plasmas eine Folge der Präparation ist. Zellgrenzen sind am Follikelepithel nicht wahrzunehmen. Die Entwicklung der Spermatozoen genau festzustellen, gelang mir nicht.

Sie scheint nach demselben Typus vor sich zu gehen, wie bei *Chaetoderma*. Im unteren Teil der Zwitterdrüse sehen wir (Fig. 23 *spbl*) Keimzellen, in denen ich meist nur einen Nucleolus beobachtete. Das sind die Spermatoblasten. Ihr Zellkern scheint eine Vielteilung einzugehen, indem er sich auflöst in eine Menge kleiner Körner. Die Zellgrenzen verschwimmen, und der Zellinhalt entfernt sich von der Keimfalte. Die Körnergruppen, welche die Kerne der künftigen Spermatozoen bilden, bleiben noch einige Zeit anscheinend in der ursprünglichen Lagerungsform beisammen. An anderen Stellen der Schnitte sieht man Häufchen, die von weniger zahlreichen, aber größeren Körnern gebildet werden. In der Masse solcher Körnergruppen treten da und dort Büschel von Spermatozoen auf, deren Köpfe alle nach der gleichen Seite gerichtet sind, deren Schwänze aber noch nicht vollständig voneinander getrennt erscheinen, daneben finden sich Haufen regellos durcheinander liegender, wie es scheint, ausgewachsener Spermatozoen. Diese besitzen einen cylindrischen, nach vorn konisch zugespitzten, hinten flach abgerundeten Kern. Sind es die Schwänze dieser Spermatozoen, was HUBRECHT als eiweißartige Masse von eigentümlich fädigem Aussehen bezeichnet? (7, p. 44.) HUBRECHT sah in dieser Masse auch Blutkörperchen. Diese dürften jedoch bei der Präparation an diesen Ort gelangt sein, denn der die Zwitterdrüse bergende Raum ist durch eine Haut nach außen abgeschlossen und steht mit keinem Blutwege in Verbindung.

Zwei Zwittergänge (*sog* Fig. 22) führen die Geschlechtsprodukte in das Pericard. Die Wandung dieser Gänge springt mit zahlreichen Falten in das Lumen vor und ist mit kräftigen Wimpern bekleidet.

Das Pericard ist ein Sack, der sich, wie auch HUBRECHT berichtet, dorsalwärts der Körperwand, ventralwärts dem Darm anlegt, eine Strecke weit reicht er auch zu beiden Seiten des Rec-

tums bis etwa zum ersten Drittel desselben herab. An seiner Außenseite heften sich Muskelbündel an, die teils zur dorsalen und lateralen Körperwand, teils auch nach unten gegen die Eiweißdrüse verlaufen. In der dorsalen Mitte bildet das Pericard zwei sackförmige Einbuchtungen in den eigenen Innenraum (Fig. 22), die wir oben schon als Herz bezeichnet haben. Eine eigene Wand besitzt dasselbe nicht, die einzige kontinuierliche Zellschicht, die es begrenzt, ist die Pericardialwand. Diese hat hier einen etwas anderen histologischen Charakter als im übrigen Teil. Während die laterale und ventrale Wand von einer Schicht kleiner kubischer Zellen gebildet wird, geht dieses Gewebe am Herzrand über in ein niedriges Plattenepithel (Fig. 9). PRUVOT bezeichnet das Pericard als Eiersack („poche origère“) und bestreitet die Berechtigung, diese Tasche als Pericard zu bezeichnen. Unzweifelhaft ist, daß die Geschlechtsprodukte den Raum passieren. HUBRECHT fand bei einer *Pron. Sluiteri* einen Eierklumpen darin, und bei verwandten Species haben andere Forscher in diesem Organ ebenfalls Geschlechtsprodukte gefunden. In Prof. LANG's Exemplaren fand ich das Pericard leer; es gelang mir auch nicht, irgendwo gefurchte Eier zu entdecken, wie sie HUBRECHT gesehen hat.

Aus dem Pericard führt ein Paar von Röhren, die als Nephridien betrachtet werden. (PRUVOT anerkennt diese Bezeichnung nicht.) Ihr Verlauf bei *Pron. Sluiteri* ist aus Fig. 22 ersichtlich und weicht von HUBRECHT's Darstellung insofern ab, als der untere Schenkel der Röhren sich weiter lateralwärts zieht und auf der äußeren Seite unter dem Anhang *vs*, zwischen diesem und der Enddrüse (*DD* Fig. 22), verläuft, dann nach oben steigt und an der Spitze der Enddrüse einmündet, fast unmittelbar, nachdem sich der gewundene Schlauch *vs* mit ihm vereinigt hat.

In Bezug auf die histologische Struktur der Nephridialröhren kann ich bestätigen, was durch die Untersuchung HUBRECHT's schon bekannt geworden ist, und nur ergänzend beifügen, daß in der Wand zwischen den Wimperzellen auch secernierende Drüsenzellen vorhanden sind, ähnlich wie sie WIRÉN (28) kürzlich für *Chaetoderma nitidulum* LOVÉN nachgewiesen hat. Das Sekret dieser Drüsenzellen macht nach der Präparation den Eindruck einer schleimig-faserigen Masse. Die blindschlauchförmigen Anhänge der Nephridien (7, Pl. 4, Fig. 46), von PRUVOT als Samentaschen („vésicules séminales“) bezeichnet, sind ebenfalls mit einem Drüsenepithel ausgekleidet. Wir können zweierlei Zellen darin unter-

scheiden. Beide Formen sind lang-cylindrisch und dünn. Die einen besitzen einen basalen Kern von rundlicher Gestalt mit deutlichem Nucleolus. Ihr Inhalt ist fein gekörnelt und grenzt sich je nach der Phase der Sekretionsthätigkeit entweder ziemlich scharf gegen das Lumen des Schlauches ab oder verliert sich in eine körnig-streifige Substanz, in welcher Zellwände nicht mehr sichtbar sind. Diese Zellen (Fig. 25) setzen den größten Teil der Schlauchwand zusammen. Gegen die Mündung des Organs in die Drüsen *DD* treffen wir einen kleinen Wulst, in welchem die Kerne der Fadenzellen nicht grundständig, sondern gegen das Schlauchlumen vorgeückt sind. Auch in ihrer Form weichen die Kerne von denjenigen der übrigen Schlauchwandzellen ab, indem sie cylindrisch langgestreckt erscheinen und nur an beiden Enden abgerundet sind. Ein Nucleolus ist nicht zu unterscheiden, der Kerninhalt locker, fein gekörnelt (Fig. 26).

In der Nähe der Mündung des Organs finde ich (Fig. 26) lange, schleimige Fäden ins Lumen vorragen, die je mit einem Häufchen kleiner Körner an der Wand in Verbindung stehen. PRUVOT fand bei einzelnen Species zahlreiche Spermatozoen in den „vésicules séminales“, alle mit gegen die Wand gerichtetem Kopf und ins Lumen hinausragendem Schwanz. Diese Mitteilung läßt mich vermuten, daß die oben genannten Fäden Spermatozoenschwänze seien und die Körnerhäufchen zerfallene (infolge der Präparation?) Kerne derselben seien, daß also die Bezeichnung „Samentasche“, welche PRUVOT dem Organ giebt, auch für *Pron. Sluiteri* zutreffend sei.

Das distale Endstück der Geschlechtswege bildet eine dickwandige Drüse, die PRUVOT als Schalendrüse bezeichnet. KOWALEVSKY und MARION nennen sie „matrice“; WIRÉN wählt für das Röhrensystem zwischen Pericard und Cloake den neutralen Namen „Cloakengänge“. Im vorderen Teil der Drüsen (*DD* Fig. 22) finden sich gegen das Lumen hin zwischen langgestreckten Drüsenzellen auch Wimperzellen eingekeilt, ähnlich (wenn auch nicht mit jener schematischen Deutlichkeit zu sehen) wie in WIRÉN's Abbildung von *Chaetoderma* (28, Fig. 9, Taf. 6). Im letzten Abschnitt, von der tiefen Einschnürung an, scheint das Rohr ausschließlich sekretorisch thätig zu sein. Ich finde dort gar keine Wimperzellen, sondern eine einzige Lage außerordentlich langer Fadenzellen, deren Kerne mehr oder weniger grundständig sind (Fig. 27), und deren Inhalt aus einer perlschnurartigen Reihe von Sekretkügelchen besteht. Nicht selten sieht man, wie auch HUBRECHT

erwähnt, größere Sekretballen in oder zwischen den Zellen. Im Endabschnitt vereinigen sich die beiden Röhren und münden gemeinsam in die Cloake (Fig. 22).

Der ganze zusammenhängende Apparat, bestehend aus der paarigen Zwitterdrüse mit ihren Ausführungsgängen, dem Herzen, dem Pericard, sowie dem Röhrensystem, welches das letztere mit der Cloake verbindet, ist von den Autoren sehr verschieden aufgefaßt worden.

Bezüglich des Herzens habe ich oben schon die Ansicht geäußert, daß dasselbe auf embryonalem Stadium stehen bleibe. Die nachfolgende schematische Fig. I stellt dasselbe dar; denken wir

uns die Ränder des Pericards *P* sowohl, als diejenigen von dessen Einbuchtung *H* oben vereinigt, so haben wir ein in das Pericard eingeschlossenes Herz vor uns.

Dieser Vorgang geht in ähnlicher Weise während der Embryonalentwicklung anderer Mollusken vor sich, z. B. bei *Paludina vivipara*, wo die Anlage des Herzens ebenfalls aus dem Pericard durch Einstülpung hervorgeht, wie R. v. ERLANGER in schönster Weise nachgewiesen hat (1). Der Einwurf PRUVOT's, daß die Wand des sogenannten Herzens der Neomenien dem Geschlechtsapparat angehöre, daß die beiden Organe (kontraktiler Teil des Sinus dorsalis und „poche origère“) vollständig unabhängig seien, und daß ihre Beziehung „n'est qu'un rapport de juxtaposition en quelque sorte accidentelle“ dürfte kaum stichhaltig sein. Genau dasselbe ließe sich sagen über das embryonale Herz von *Paludina*, und doch wird dort aus der Einstülpung ein Herz mit Ventrikel und Atrium. Daß Organe bei niederen Tieren zeitlebens auf einer primitiven Stufe stehen bleiben, die von höheren Tieren im Laufe ihrer Ontogenie nur kurz passiert werden, ist doch nichts Außergewöhnliches. Bei allen anderen Molluskenklassen bezeichnet man den Gewebebeutel, der das Herz umgibt, als Pericard, als sekundäre Leibeshöhle. War-



um sollten wir das, nachdem wir das pulsierende Kreislauforgan der Neomenien als echtes Herz betrachten müssen, bei diesen Tieren nicht auch thun?

PRUVOT wendet gegen diese Auffassung ferner ein, daß die „poche origère“ zeitweise mit Eiern gefüllt, und dann das Herz funktionsunfähig werde. Ob dies bei *Pron. Sluiteri* je der Fall ist oder nicht, kann ich nicht entscheiden, aber selbst wenn die Funktion des Organs vorübergehend beeinträchtigt würde, so könnte dies an der Auffassung desselben als Herz nichts ändern.

Aus der Thatsache, daß die Geschlechtswege vom Anfang bis zum Ende ununterbrochen und von der „cavité générale“ gänzlich verschieden sind, schließt PRUVOT „qu'il n'y a là ni péricarde ni organes segmentaires, ni rein, mais une matrice (= sac origère), des oviductes et une glande coquillière . . . .“ Der gleiche Autor behauptet, daß das Epithel des Pericards (bei *Dondersia banyulensis*) Spermatozoen bilden könne. Nach dem, was ich oben über die Bildung dieser Geschlechtszellen geäußert habe, kommt mir dies wenigstens in der von PRUVOT gegebenen Darstellung unwahrscheinlich vor, sollten die Spermatozoen nicht aus der Zwitterdrüse hierher gewandert sein?

Schon HUBRECHT hat darauf aufmerksam gemacht, daß die direkte Ausfuhr der Geschlechtsprodukte durch die Nieren bei den Neomenien unter den Mollusken nicht einzig dasteht, daß dasselbe stattfindet bei *Patella*, *Fissurella*, den niedersten Lamellibranchiern, und um noch einige Beispiele anzuführen, fügen wir bei die Rhipidoglossen *Turbo*, *Trochus*, *Dentalium*.

Ebenso häufig ist der Zusammenhang zwischen Pericard und den Gonaden, gehen doch die Wucherungen aus der Wand des Pericards hervor und bleiben oft zeitlebens mit ihr verbunden (Cephalopoden). Die Nephriden ihrerseits sind bei allen Mollusken Kanäle, welche die Leibeshöhle (Pericard) mit der Außenwelt verbinden (BOJANUS'sches Organ der Lamellibranchier) und Exkretionsstoffe ausscheiden können.

Bei den Neomenien ist beides zugleich der Fall: Zusammenhang der Gonaden mit dem Pericard einerseits, des letzteren mit der Außenwelt anderseits. Diese Auffassung, die schon HUBRECHT vertreten hat, scheint mir nicht widerlegt zu sein. Ob nun die Nephridien („Cloakenabgänge“ WIRÉN's) die Funktion als Niere beibehalten haben oder nicht, ist vom morphologischen und vergleichend-anatomischen Standpunkte aus von untergeordneter Bedeutung.

Es bleibt nun noch übrig, zu notieren, daß sich in den verschiedensten Teilen des Körpers der von mir untersuchten Exemplare von *Pron. Sluiteri*, wo überhaupt der Blutstrom cirkulieren konnte, kleine rundliche Zellhäufchen vorfanden (Fig. 28). Diese sind von einer gemeinsamen Hülse umschlossen und liegen innerhalb derselben, bald dichter, bald lockerer, in der Anzahl von 8—12 Stück. Die einen dieser Kügelchen enthalten kleine Zellen mit deutlichem Kern und sind rötlich gefärbt. Bei anderen solchen Zellkugeln sieht man keine Kerne, es sind anscheinend leere Zellhäute mit Rissen und durch das Pikrokarmin gelb gefärbt. Über das Wesen und die Funktion dieser Gebilde bin ich nicht ins Klare gekommen.

Endlich muß ich noch einen eigentümlichen Körper erwähnen, den ich bei einem der Exemplare hinter dem Gehirnganglion, zwischen diesem und der vorderen Spitze des Coecum intestinale gefunden habe. Es ist eine kleine Kapsel von etwa 1 mm Durchmesser mit verhältnismäßig dicker Wandung, in welcher hie und da große Zellkerne sichtbar sind. Das Lumen der Kapsel erscheint unregelmäßig durchwachsen und dessen Wandung mit einem cuticulären Überzug belegt. Rings um diesen Körper finde ich eine Masse von Blutkörperchen angesammelt. Genauere histologische Details konnte ich nicht herausfinden. Wie dieser Körper zu deuten ist, ob wir es mit einem verkapselten Parasiten oder mit einem Organ der *Proneomenia* zu thun haben, vermag ich nicht zu entscheiden. Ich fand die Kapsel nur in dem einen Exemplar, und HUBRECHT, der doch so genau untersucht hat, berichtet nichts davon. Die Wahrscheinlichkeit, daß hier ein Organ von *Pron. Sluiteri* vorliege, ist also nicht groß, doch glaubte ich, das Vorkommen erwähnen zu sollen.

---

## Figurenerklärung.

### Tafel XX—XXIII.

Fig. 1 siehe Text S. 478.

Fig. 2. Ein Stück vom Integument der Pron. Sluiteri. *hy* = Hypodermis, *spb* = Spiculadrüsen, *d* = Detritus, *cu* = Cuticula, *cd* = Cuticulardrüsen, *sp* = Spicula.

Fig. 3. Gewöhnliche Cuticulardrüsen, die sich überall in der Haut vorfinden, in Sekretion begriffen.

Fig. 4. Cuticula am Rand der Spiculagruben (Fig. 6).

Fig. 5. Anterio-dorsale Ausstülpung der Hypodermis und Einsenkung in der Cuticula („Sinnesgrube“). *hy* = Hypodermis, *g* = mit Detritus gefüllte Grube in der Cuticula *cu*.

Fig. 6. Mit Nadeln gefüllte Grube neben der Cloake. *sp* = Spicula, eingebettet in *cu* = Cuticularmasse, *hy* = Hypodermis, *mu* = Muskulatur.

Fig. 7 siehe Text S. 487.

Fig. 8 siehe Text S. 490.

Fig. 9. Herz und Pericard. *H* = Herz, *p* = Pericard, *Mur* = Ringmuskulatur der Körperwand, *Mul* = Längsmuskulatur der Körperwand, *Muh* = Muskulatur des Herzens.

Fig. 10. Querschnitt durch die Gegend der Mundspalte. *Msp* = Mundspalte, *f* = mit Blut gefüllte Wülste der Mundwand, *df* = durchschnittenen Falten der dorsalen Mundwand, *c* = Gehirn, *Cu* = Cuticula, *Mu* = Muskulatur, *n* = Nerv, *d* = Detritus.

Fig. 11. Querschnitt durch die präorale Mundgegend. 1, 2, 3 blutführende Falten, *s* = aus der Mundwand vorspringende Zotten.

Fig. 12. Eine Mundzotte stärker vergrößert. *em* = Epithel der Mundwand, *cu* = cuticuläre Außenschicht.

Fig. 13. Die Radula. *w* = Wulst vor der Radula, *s* = Zunge, *r* = Radula, *odb* = Odontoblasten.

Fig. 14. Hintere Basis der Radula. *odb* = Odontoblasten, *za* = Zähne, *zu* = Zungenmuskulatur.

Fig. 15. Flächenansicht der Radula.

Fig. 16. Gewebestück neben der Zungenbasis.

Fig. 17 siehe Text S. 500.

Fig. 19. Darmepithel. *de* = Drüsenepithel, *we* = Wimperepithel, *sb* = Sekretballen.

Fig. 20. Querschnitt durch das Rectum. *bl* = Blutkörperchen, *Mu* = Muskulatur.

Fig. 21. Horizontalschnitt durch den oberen Teil der Zwitterdrüse (Ovarium), um die Faltung der Scheidewand zu zeigen. *s* = Scheidewand, *e* = Eier.

Fig. 22. Urogenitalsystem. *Zwd* = Zwitterdrüse, *Zwg* = Zwittergänge, *p* = Pericard, *h* = Herz, *o* = Öffnung in die Cloake. *n* = Nephridien, *vs* = Samentaschen, *DD* = Drüsen (Eiweiß-?), *S* = Enddrüse (Schalendrüse?)

Fig. 23. Vertikaler Längsschnitt durch die Zwitterdrüse. *ei* = Eier, *sp* = Spermatozoen, *fo* = Follikelzellen, *s* = Scheidewand, *spb* = Spermatoblasten.

Fig. 24. Spermatozoen.

Fig. 25. Epithel der Samentasche (*vs* Fig. 20).

Fig. 26. Epithel der Samentasche (*vs* Fig. 20) an ihrer Mündung in das Nephridium. An der Wandung Spermatozoen: *Sp*.

Fig. 27. Epithel der Drüse *S*, Fig. 20 (Schalendrüse).

Fig. 28. Im Blute schwimmende Zellhäufchen.

---

### Litteraturverzeichnis.

---

1. ERLANGER, R. v., Zur Entwicklung der *Paludina vivipara*. Morpholog. Jahrbuch von GRÜNBAUR, Bd. 17, 1891.

2. GRAFF, L. v., Anatomie des *Chaetoderma nitidulum*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 26, 1876.

3. — — *Neomenia* und *Chaetoderma*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 28, 1877.

4. HALPER, BELA, Die Organisation der Chitonen der Adria. Arbeiten aus dem zool. Institut Wien, 1882 u. 1883.

5. HANSEN, G. A., Anatomisk Bescrivelse af *Chaetoderma nitidulum* LOVÉN. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne, Bd. 22, 1887.

6. — — *Neomenia*, *Proneomenia* und *Chaetoderma*. Bergens Museums Aarsberetning for 1888.

7. HUBBCHT, A. A. W., *Proneomenia Sluiteri* gen. et sp. n., with remarks upon the anatomy and histology of the Amphineura. Nederl. Archiv f. Zool., Supplem. Bd. 2, 1881/1882.

8. — — *Dondersia festivagen.* et sp. n. Donders Festbundel 1888.

9. — — Note relative aux études sur les *Neomenia* de M. M. KOWALEVSKY et MARION dans le Zool. Anz., Nr. 108, p. 61. Zool. Anz., Bd. 5, p. 84 (1882). — Archives de zool. experim. et gén., Bd. 10, Nr. 3, 1882.

10. — — A contribution to the morphology of the Amphineura. Quart. Journal of Microsc. Science, Bd. 22, London, 1882.

11. JHERING, H. v., Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken, Leipzig, 1877.

12. — — Bemerkungen über Neomenia und über die Amphineuren im allgemeinen. Morphol. Jahrb., Bd. 4, 1878.

13. KORÉN, J., og DANIELSSEN D. C., Beskrivelse over nye Arter henhørende til Slægten Solenopus. Arch. for Math. og Naturvidensk, Christiania, 1877.

14. KOWALEVSKY, A. O., Über den Bau und die Lebensweise von Neomenia gorgoniphilus n. sp. Zool. Anz., Bd. 3, p. 190 (1880).

15. KOWALEVSKY, A. O. et MARION, A., Études sur les Neomenia. Zool. Anz., Bd. 5, p. 61 (1882).

16. — — Organisation de Lepidomenia hystrix, nouveau type de Solénogastre. Comptes rend., T. 103, p. 757 (1886).

17. — — Sur les espèces de Proneomenia des côtes de Provence. Comptes rendus, T. 106 (1888).

18. — — Contributions à l'histoire des Solénogastres ou Aplacophores. Annales du Mus. d'hist. nat. de Marseille, Zoologie, T. 3, Mémoire Nr. 1, 1887.

19. LANG, ARNOLD, Lehrbuch d. vergl. Anatomie, VII. Kap., 1892.

20. NORMAN, A. M., On the occurrence of Neomenia (Solenopus) in the British Sea. Ann. and Mag. of nat. hist., Bd. 4, 1879.

21. PRUVOT, G., Sur quelques Néoméniées nouvelles de la Méditerranée. Archiv. d. zool. exp. et gén., T. 8, 1890.

22. — — Sur l'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France. Archiv de zool. expér. et gén., 2. Série, T. 9, 1891, Nr. 4.

23. — — Sur le prétendu appareil circulatoire et des organes génitaux des Néoméniées. Comptes rendus, T. 111, Juli-Dez. 1890.

24. — — Sur le développement d'un Solénogastre. Comptes rendus, T. 111, Juli-Dez. 1890.

25. RÖSSLER, T., Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41 (1886).

26. TULLBERG, F., Neomenia, a new genus of invertebrate animals. Bihang til Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 3, Nr. 13 (1875).

27. WIRÉN, A., Mitteilungen über den Bau des Chaetoderma nitidulum Lovén. Biologiska Föreningens Förhandlingar, Bd. 3, Nr. 7 (1891).

28. — — Studien über die Solenogastres, I. Monographie des Chaetoderma nitidulum Lovén. Kongl. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. 24, Nr. 12, Stockholm, 1892.

29. TELSENER, PAUL, Sur le pied de Chitonellus et des Aplacophora. Bull. scient. de la France et de la Belgique, Bd. 22, 1890. (Kam mir leider erst nach Schluß meiner Arbeit zu Gesicht.)

# Über den Bau und die Entwicklung des Panzers der Gürteltiere.

Von

Dr. phil. F. Römer,

Assistent am zoologischen Institut in Jena.

Mit Tafel XXIV und XXV.

---

## I. Einleitung.

Unter dem wenig zutreffenden Namen Edentata vereinigt man immer noch eine Anzahl Säugetiere zu einer Ordnung, deren übereinstimmende Merkmale mehr negativ als positiv sind. Aber die Aufgabe, dieselben nach ihrer natürlichen Verwandtschaft zu gruppieren, wird, ganz abgesehen von der Unsicherheit der in Betracht kommenden paläontologischen Urkunden, einerseits durch unsere Unbekanntschaft mit ihrer Ontogenie, andererseits durch die Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse von ihrem anatomischen Bau sehr erschwert. Ist es doch bisher trotz zahlreicher Arbeiten von RAPP, GERVAIS, MILNE-EDWARDS, FLOWER, THOMAS, PARKER, KÜKENTHAL u. a. noch nicht einmal gelungen, die Akten über das Gebiß der Edentaten zu schließen!

Von den genannten Forschern haben bereits MILNE-EDWARDS und FLOWER angedeutet bzw. ausführlich dargelegt, daß die Edentaten eine polymorphe Ordnung sind, deren Mitglieder in verschiedene natürliche Ordnungen zerlegt werden könnten. Sodann haben W. K. PARKER und O. THOMAS auf Grund ihrer Untersuchungen über das Gebiß der Edentaten versucht, denselben eine



andere systematische Stellung zu geben und sie als *Paratheria* neben die übrigen Säugetiere zu stellen, eine Einteilung, die M. WEBER (22) in seiner Arbeit über das Genus *Manis* „bei dem derzeitigen lückenhaften Zustand unserer Kenntnis vom Gebiß der Edentaten“ als „unrichtig oder wenigstens nicht beweiskräftig“ hinstellt.

In dieser Arbeit hat WEBER durch Untersuchungen an einer Reihe von Embryonen von *Manis javanica*, *tricuspis* und *longicaudata* manche unrichtige Angaben und Lücken in unserer Kenntnis der Edentaten beseitigt und ausgefüllt. Diese Durchforschung eines reichlichen Materials behandelt die verschiedensten Organe, von denen wohl die ausführlichste Bearbeitung dem Integument zu Teil geworden ist. Denn die Haut der Säugetiere ist ein phylogenetisch höchst wertvolles Organ, weil sie einerseits eine ganz außerordentliche Gabe der Anpassung und Spezialisierung besitzt, andererseits aber vielleicht auch als eins der konservativsten Organe bezeichnet werden kann. Und in der Ordnung der Edentaten, die sich ja durch die mannigfachste Körperbedeckung auszeichnen (ich erwähne nur *Orycteropus*, *Bradypus*, *Manis* und *Dasypus*), hat gerade die Haut zur Aufstellung der verschiedenartigsten Ansichten geführt, die vielfach, um Anknüpfungspunkte zu finden, auf Reptilien zurückgehen zu müssen glaubten. Besonders aber waren es die Schuppen von *Manis* und *Dasypus*, über die man sich immer nicht einig werden konnte, ob man sie mit den Haaren der Säugetiere, den Schuppen der Reptilien oder mit den Nägeln vergleichen sollte. Nach W. K. PARKER's Vorschlag sollte man sie sogar für Haare halten, die durch eine reichliche Masse von Epidermiszellen zusammengebacken sind!

Diese Frage trat mir zunächst in den Weg, als ich mir bei dem Durchlesen von WEBER's Arbeit (22), auf die ich durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. KÜKENTHAL, hingewiesen wurde, eine bestimmte Vorstellung von den Verwandtschaftsverhältnissen des Genus *Manis* und *Dasypus* machen wollte. Mit großer Freude ergriff ich daher die mir von Herrn Prof. KÜKENTHAL dargebotene Gelegenheit, den Bau und die Entwicklung der Haut des Genus *Dasypus* an einer Reihe vorzüglich konservierter Embryonen einer Untersuchung zu unterwerfen, wie dies von WEBER beim Genus *Manis* geschehen war. Wenn daher die folgenden Untersuchungen ein wenig zur Lösung der bezeichneten Frage beizutragen imstande sind, so gebührt das Verdienst vor allem dem Herrn Prof. Dr. KÜKENTHAL, und es sei mir ge-

stattet, diesem meinem hochverehrten Lehrer für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für die gütige Unterstützung und das Interesse, das mir bei allen meinen Arbeiten in hohem Maße entgegengebracht wurde, besonders aber für die lebenswürdige Überlassung des herrlichen Materials auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen und herzlichen Dank auszusprechen!

## II. Historischer Teil.

Dem Berichte über die zu dieser Arbeit angestellten Untersuchungen und deren Ergebnissen will ich zunächst in objektiver Weise eine kurze Zusammenfassung der betreffenden Arbeiten früherer Forscher vorausschicken. Die Beurteilung dieser Ansichten und deren Verwertung für die vorliegende Arbeit mögen aber in einem anderen Teile Platz finden. Zum besseren Verständnis der Arbeiten ist es vielleicht notwendig, eine kurze Beschreibung der Haut eines ausgewachsenen Gürteltieres vorangehen zu lassen.

### 1. Morphologisches.

An dem Panzer von *Dasypus novemcinctus* L. (*D. peba* DESM. *Tatu novemcinctus* BLUMENB.) kann man, wie bei allen Gürteltieren, unterscheiden zwischen dem eigentlichen Panzer und den Gürteln. Der eigentliche Panzer besteht aus dem Schulter- und Hüft- oder Kreuzschild und wird gebildet aus Querreihen fünf- oder sechseckiger Tafeln. Dieselben bestehen aus verknöcherten Erhebungen der Cutis, welche von einer stark verhornten Epidermis bedeckt sind. Zwischen diese größeren oder „Hauptschuppen“ schieben sich kleinere, unregelmäßige Schuppen, welche man mit dem Namen „Furchungsschuppen“ bezeichnet hat. Die Gürtel, welche der Gruppe den Namen „Gürteltiere“ verliehen haben, bedecken in wechselnder Anzahl nur den Rücken und die Seiten des Körpers und unterscheiden sich gerade durch die Reihenordnung der Schilder von dem Schuppenkleide anderer Säugetiere. Sie werden bedeckt von zweierlei Arten von Schuppen, welche sich durch ihre Größe erheblich von einander unterscheiden<sup>1)</sup>. Beide sind mehr oder weniger einem gleichschenkligen

1) Es sei hier nur kurz zum besseren Verständnis der folgenden Arbeiten auf die allgemeinste Form der Schuppen hingewiesen; die Unterschiede bei *Dasypus novemcinctus*, *villosus* und *setosus* sollen an geeigneter Stelle ausführlich besprochen werden.

Dreieck zu vergleichen, von denen die größeren Hauptschuppen mit der Basis, die dazwischen liegenden, kleineren Furchungsschuppen mit der Spitze schwanzwärts schauen. Die Gürteltiere tragen nur auf der Oberseite einen Panzer; die Unterseite ihres Leibes wird von gröberen oder feineren, borstenartigen Haaren bedeckt, und solche Borsten finden sich auch in der Ein- oder Mehrzahl unter dem hinteren Rand der Schuppen auf den Gürteln. So viel zur vorläufigen Orientierung.

## 2. Die Arbeiten älterer Autoren.

Die Litteratur über die Gürteltiere ist nicht sehr reichhaltig; da aber im Verlauf der Arbeit auch noch andere Edentaten in den Kreis der Betrachtungen gezogen werden sollen, werden hierbei naturgemäß einige Arbeiten eine kurze Berücksichtigung erfahren müssen, die sich nicht direkt auf unser Thema beziehen. Die älteren, ohne ausreichende optische Hilfsmittel und geeignetes Material entworfenen Arbeiten beschränken sich nur auf äußere Beschreibungen, deren Verständnis in mancher Beziehung viel zu wünschen übrig läßt. Die älteste mir bekannt gewordene Arbeit, in welcher des Integuments der Edentaten Erwähnung gethan wird, ist eine Arbeit von

1) RUDOLPHI (1), Über Hornbildungen, 1815. Derselbe vergleicht die Schuppen von Manis mit den Nägeln; es seien dieselben aber keineswegs knochenartig, wie einige Schriftsteller (LINNÉ, TIEDEMANN) behauptet hätten. Nur bei den Tatus (Dasytus) läge eine Knochenmasse unter der Oberhaut.

2) HEUSINGER (2), System der Histologie, 1822. Von ihm ist das Grundprinzip, „die Schuppen der Reptilien sind Cutispapillen“ zuerst hervorgehoben worden. Er knüpft daran Betrachtungen über die Schuppengebilde einiger Säugetiere und geht dabei aus „von den reinen Epidermoidalschuppen des Biber- und Rattenschwanzes, aus denen die wahren Schuppen und Gürtel allmählich hervorgehen“. Die Oberhaut des Biberschwanzes wird durch eine Anzahl von Furchen in sechseckige Stücke zerschnitten. Dieselben bestehen meist aus einem Paar übereinander liegender Blätter und sind noch mit ihrem ganzen Rande auf der nur wenig veränderten Lederhaut befestigt. Mehr ausgebildet sind schon die Schuppengebilde auf dem Schwanze mehrerer anderer Nager. Sie bestehen ebenfalls aus übereinander liegenden Oberhautblättchen, von denen aber das oberste auf drei Seiten frei ist und nur an der Basis an das darunter liegende Blättchen und an die

Lederhaut angewachsen ist. Zwischen den Rändern der Schuppen stehen Haare.

Den Panzer der Gürteltiere stellt HEUSINGER mit manchen anderen Schriftstellern zum „Horngewebe“, obschon doch die Mitteilungen DAUBENTON's den richtigen Platz, welchen diese Bildungen im histologischen System einzunehmen haben, andeuten. Dieser schreibt: „Wenn man diese Schale im Feuer verkalken läßt, so lösen sich alle Stücke von selbst ab, werden klingend und weiß. Da ich einige zerbrach, so nahm ich inwendig wahr, daß ein Teil von ihnen fest und dicht und der andere fächerig und schwammähnlich war, wie ein Knochen (Stirnbein eines Kaninchens), welchen ich mit hatte verkalken lassen.“ Später schloß sich BLAINVILLE <sup>1)</sup> dieser Auffassung an. Obschon nun HEUSINGER die Haut der Gürteltiere nicht selbst untersucht hat, zweifelt er an DAUBENTON's Mitteilungen und glaubt vielmehr, daß diese Teile dem Horngewebe angehörende Absonderungen der Lederhaut sind, „denn“, schreibt er, „aus den Schilderungen von BUFFON und CUVIER ergibt sich, daß die Schuppen oder Panzer dieser Tiere an manchen Stellen der Haut (namentlich am Bauche) mit einzelnen Buckeln anfangen, die doch wohl nur unvollkommen ausgebildete Schuppen sind, unter denen sich noch eine Lederhaut findet; ist die Lederhaut unter den größeren Schuppen und Panzern wirklich ganz fehlend, so ist sie auf eine ähnliche Art verdrängt, wie in den Walfischen. Die Gürtel sind offenbar in ihrer Textur den Schalen der Schildkröten und somit den Mollusken ähnlicher, sie weichen mehr von dem Haar und Nagelgebilde ab“.

3) E. D'ALTON (3), Fossile Panzerfragmente der Edentaten, 1833, giebt in der Einleitung seiner Abhandlung eine kurze Beschreibung und Erklärung des Panzers der Gürteltiere, der aus einer innigen Verbindung vieler kleiner Knochenstücke besteht, über die sich ein dünner Haut- oder hornartiger Überzug der Oberhaut legt. Den Panzer teilt er in Schulter- und Hüftschild, zwischen denen die gegeneinander beweglichen Gürtel liegen. D'ALTON versucht, aus mehreren fossilen Panzerstücken den Panzer der ausgestorbenen Gürteltiere zu konstruieren, und vergleicht denselben mit dem des *Dasypus niger*, bei dem sich die Epidermis zu den Knochen zum Teil so verhält, wie bei den

---

1) Die beiden Arbeiten von DAUBENTON und BLAINVILLE standen mir leider nicht zur Verfügung; ich entnahm diese Mitteilungen einer späteren Arbeit LEYDIE's.

Schildkröten der Padd zu den knöchernen Schildern. Es gehen nämlich viele Stücke der Epidermis über die Nähte der Knochen hinweg, so daß die Skulpturen beim schwarzen Gürteltier im wesentlichen übereinstimmend erscheinen mit denen der fossilen Panzerfragmente. Indem er nun die letzteren mit denen der lebenden Arten zusammenhält, kommt er zu dem Schluß, daß sich für alle Eigenschaften der ersteren bei diesen die entsprechenden Bildungen finden, nur mit dem Unterschied, daß alle fossilen Stücke von einem und demselben Tier herrühren, dagegen die Eigenschaften desselben nicht alle in einer lebenden Art beisammen gefunden werden. Da die meisten fossilen Schildchen große Ähnlichkeit mit denen vom schwarzen Dasypus zeigen, so vermutet d'ALTON, daß die Epidermis des Dasypus der Urwelt, wie jene des *D. niger*, ein von der Einteilung der Knochenschilder abweichendes Getäfel dargestellt habe und zwischen den Schuppen der Oberhaut starke Haare vorhanden gewesen seien.

4) W. v. RAPP (5), Anatomische Untersuchungen über die Edentaten, 1843, weisen auf die eigentümlichen Bildungen der allgemeinen Bedeckungen der Edentaten hin, wovon sonst in der Klasse der Säugetiere kein Beispiel angetroffen würde. „Bei *Manis* ist die Haut mit hornartigen Schuppen bedeckt, bei *Dasypus* ist sie mit Ausnahme der unteren Seite des Leibes verknöchert. Die äußere Fläche der Knochentafeln ist von einem dünnen MALPIGHI'schen Netz mit der Oberhaut bedeckt. An den nicht verknöcherten Stellen hat die Haut borstenartige Haare, auch zwischen den knöchernen Teilen der Haut stehen einzelne kurze Haare. Bei *Manis* ist die Haut mit großen, dachziegelförmig übereinander liegenden, dicken, hornartigen Schuppen bedeckt, zwischen denen einzelne kurze Haare hervorragen. Bei *Myrmecophaga tamandua* Cuv. ist der Schwanz, besonders gegen sein Ende hin, mit kleinen, breiten Schuppen bedeckt, wie bei einigen Nage- und Beuteltieren.“

5) H. MEYER (6 u. 7), Über den Bau der Haut von *Dasypus*, 1848 u. 49. Während sich die früheren Autoren, welche sich mit dem Bau der Haut von *Dasypus* beschäftigt haben, im ganzen auf äußere Beschreibung derselben beschränken, giebt MEYER uns zuerst eine Beschreibung der histologischen Struktur. Doch fehlen bei ihm noch Mitteilungen über die Entwicklung des Panzers, was aber nicht wunderbar erscheint, da MEYER als Material zu seinen Untersuchungen „Stücke von trocken aufbewahrter Haut von *Das. novemcinctus*“ angiebt.

Nach ihm entspricht der Anordnung der Knochenplättchen, die teilweise zu einem festen Panzer verbunden, teilweise zu gegeneinander beweglichen Gürteln angeordnet sind, eine Umwandlung der Epidermis zu regelmäßig angeordneten Hornschuppen. Entgegen der Ansicht RAPP's, daß auf der oberen Fläche der Knochen tafeln ein dünnes MALPIGHI'sches Netz mit der Oberhaut liege, läßt MEYER die Knochenplättchen von allen Seiten von der Substanz der Cutis umgeben sein. Jedes Knochenplättchen trägt ungefähr in seiner Mitte eine ovale, nach hinten zu etwas breitere Schuppe. Die Furchen zwischen den Knochenplättchen werden dann durch kleinere Schüppchen nach einem besonderen System gedeckt, welche MEYER, wie oben schon erwähnt, mit dem Namen „Furchungsschuppen“ bezeichnet. Jede Schuppe ist napfförmig vertieft und liegt mit der vertieften Seite der Haut auf. Von Epidermoidalbildungen erwähnt MEYER Haarsäcke, welche sich zwischen den Hornschuppen befinden und in Löcher der Knochenplättchen eingesenkt sind. Diese Löcher finden sich an den Knochenplättchen des Panzers an denjenigen Stellen, an welchen die Linien zwischen je zwei Furchungsschuppen an den Rand der Hauptschuppe stoßen. Die Haare, welche in diesen Säckchen entspringen, sind hell, marklos und kurz, meistens treten sie gar nicht auf die Oberfläche der Haut hervor.

6) F. LEYDIG (10), Über die äußeren Bedeckungen der Säugetiere, 1859. Wenn auch schon frühere Arbeiten darauf hingewiesen hatten, daß die Schuppen als Papillarbildungen aufzufassen seien, so gebührt doch dem unermüdlichen Forscher LEYDIG das Verdienst, durch eine Reihe von grundlegenden Arbeiten diese Vermutungen zu Thatsachen gemacht zu haben. Den Papillen, deren jeder Schuppe eine entspricht, schreibt LEYDIG physiologisch die Bedeutung eines Ernährungsorganes zu, das die Gefäße gewissermaßen in die Epidermis hineinführt und dadurch eine raschere und allseitigere Durchsickerung der Haut ermöglicht, als wenn dieselbe von einer durchweg ebenen Lederhaut besorgt wird.

Die Schuppen der Manidae vergleicht LEYDIG mit den Schuppen mancher Fische, weil die Lederhaut für jede Schuppe eine freie Verlängerung oder Matrix bildet; sie sind aber den Fischeschuppen darin ganz unähnlich, daß, während bei diesen die bindegewebige Matrix verkalkt und die eigentliche Substanz der Schuppe erzeugt, hier bei Manis jene, die freien Hautfortsätze über-



ziehende Epidermisschicht durch Verdickung und Erhärtung „gleich einem Nagel“ die Substanz der Schuppe formt.

In betreff der Hautknochen der Gürteltiere verwirft er HEUSINGER's Ansicht, der den Panzer zum 'Horn'gewebe stellt und thut DAUBENTON's Mitteilungen Erwähnung, die mit seinen Beobachtungen übereinstimmen. Dagegen widerlegt er MEYER's Ansicht, der die Knochenplättchen auch oben noch von der Cutis umgeben sein läßt, und beweist an dem Rücken von *Dasypus novemcinctus* entnommenen Hautstücken, daß die Epidermisschilder der Knochen-substanz unmittelbar aufliegen. Die Talgdrüsen „an den sehr vereinzelt stehenden Haaren“ sind LEYDIG bekannt gewesen, die Schweißdrüsen hat er aber nicht gefunden.

7. C. KERBERT (19), Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere, 1877, behandelt in eingehender Weise die Bedeckungen der verschiedenartigsten Wirbeltiere, giebt gute histologische Einzelheiten und sorgfältige Abbildungen. Zunächst unterwirft er die verschiedenen Schichten der Reptilienhaut, die Epidermis und Cutis, sowie die Entwicklung derselben einer eingehenden Untersuchung. Sodann hat er die Entwicklung des Integuments der Gürteltiere an zwei Embryonen von *Das. novemcinctus* untersucht. Seine Beschreibung der Haut des ausgewachsenen Tieres lehnt sich im wesentlichen an H. MEYER an. Die von MEYER aufgestellte Behauptung, daß die Knochenplättchen von Bindegewebe allseitig umgeben sind, kann KERBERT wegen der Unzulänglichkeit seines Materials nicht im LEYDIG'schen Sinne, der die Epidermisschilder der Knochensubstanz unmittelbar aufliegen läßt, entscheiden. Die Mitteilung MEYER's über das Vorkommen von Haaren zwischen den Schuppen ergänzt KERBERT dahin, daß nicht nur zwischen denselben, sondern auch am hinteren freien Rande derselben an den Gürteln deutliche Haare wahrzunehmen sind. Die Gürtel erklärt KERBERT für große Hautfalten, die nach dem hinteren Ende des Tieres umbogen sind. In seiner Abbildung von dem Längsschnitt durch den Gürtel eines Embryos von *Dasypus novemcinctus* zeichnet KERBERT die Epidermis nach außen hin durch eine helle, aus glatten Zellen bestehende, ununterbrochene Schicht begrenzt, die sich scharf von der darunter liegenden Zellschicht abgrenzt. Er deutet dieselbe als Epitrichialschicht, wie er sie bei Vögeln und Reptilien nachgewiesen hat.

Bezüglich der Haare glaubt er, daß sich dieselben zunächst an den Gürteln entwickeln, denn er fand dort bereits wohl ent-

wickelte Haare mit Talgdrüsen, an dem Panzer dagegen nur erst Zellwucherungen der Schleimschicht in die Cutis. Den Panzer selbst hält er für eine sekundäre Knochenbildung.

Am Schluß seiner Arbeit erwähnt KERBERT die Arbeiten GÖTTE's und REISSNER's, nach denen es nicht mehr zweifelhaft sein soll, daß die erste Anlage eines Haares eine wirkliche Papille darstellt. Er schließt daraus, daß es nicht mehr wunderbar sein kann, daß es auch unter den Säugetieren Individuen mit schuppenartiger Hautbedeckung giebt (Dasypus, Schwanz von Castor). Denn während diese Papillen bei den meisten Säugetieren durch die wuchernde Schleimschicht in die Tiefe der Cutis gedrängt würden, um hier Haare zu bilden, so bildeten sie sich dagegen am Schwanz von Castor und bei Dasypus zu schuppenartigen Gebilden aus, auf dieselbe Weise, wie es bei den Reptilienschuppen stattfindet.

Im Verlauf meiner Arbeit werde ich noch mehrfach Gelegenheit finden, auf diese Arbeit KERBERT's zurückzukommen.

8) M. WEBER. (21), Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Genus Manis, 1891. In meiner Einleitung nahm ich bereits mehrfach Gelegenheit, auf diese wichtige Arbeit WEBER's hinzuweisen. Ich möchte hier auf den Inhalt derselben noch etwas ausführlicher eingehen, da sie für den Vergleich zwischen Gürtel- und Schuppentieren häufiger und eingehender wird herangezogen werden müssen.

Die Schuppen der Manidae bedecken den Körper mit Ausnahme von Bauch, Kehle und Innenfläche der Extremitäten in dachziegelförmigen Reihen von verschiedener Zahl bei den einzelnen Arten. Sie sind dreieckig oder rhombisch, bald langgestreckt, bald dreispitzig von Form und braun oder gelblich von Farbe. Jede Schuppe sitzt einem dreieckigen oder rhombischen Hautstücke auf, das sich über das Niveau der Haut erhebt und eine sehr in die Breite entwickelte papilläre Erhebung bildet. Auf einem Längsschnitt sieht man demgemäß die Lederhaut, entsprechend der Schuppe, zu einer dorso-ventral stark abgeplatteten Papille sich erheben, die in die Schuppe hineinragt und mit der schwanzwärts schauenden Spitze sich über das Niveau der Haut erhebt. Die Entwicklung dieser Schuppen untersuchte WEBER an einer Reihe von Embryonen verschiedenen Alters und fand, daß es bei einem 17 cm langen Embryo nur erst zur Entwicklung der oben beschriebenen Papillen gekommen war, daß aber die Bildung der Schuppensubstanz erst anfang, indem die oberste Lage der die Cutis gleichmäßig überziehenden Epidermis aus verhornten Plätt-

chen bestand, in denen teilweise kein Kernrest mehr nachzuweisen war. Ein Embryo von 30 cm Länge wies insofern einen erheblichen Fortschritt auf, als es bei ihm bereits zur Bildung eigentlicher, wenn auch kleiner Schuppen gekommen war. Die Papille hatte wenig an Größe zugenommen, hingegen zeigte die Epidermis bereits zahlreiche Lagen feinsten, verhornter Plättchen, welche nach der Spitze der Papille zu fest aneinander gefügt waren und somit Anteil am Aufbau der Schuppen genommen hatten. Es geht also aus den Untersuchungen hervor, daß zunächst eine starke papilläre Erhebung der Cutis stattfindet, deren Epidermisüberzug ganz allmählich Anlaß zur Bildung der eigentlichen Hornschuppe giebt. Die Schuppen von Manis sind Hornbildungen der Epidermis, die auf abgeflachten, nach hinten umgebogenen, das Niveau der Haut überragenden Papillen der Lederhaut sich bilden. Morphologisch schreibt WEBER diesen Gebilden die Bedeutung einer Schuppe zu, im Sinne der Schuppen der Reptilien. Von diesen Schuppen unterscheiden sich die Schuppen der Manidae im wesentlichen nur dadurch, daß der hornige Überbau seinem histologischen Wesen nach bei beiden verschieden ist, und daß derselbe bei den Reptilien durch die Häutung regelmäßig abgeworfen wird, mithin vorübergehender Natur ist, während die Hornschuppen der Manidae bleibende Gebilde sind. WEBER sieht die beiden Organe nicht als vollständig homolog an, meint aber wohl, daß beide gemeinschaftlichem Boden entstammen, und daß weiterhin die Schuppen der Manidae sich in spezifischer Weise fortgebildet haben und insofern Bildungen sui generis sind, als auf dem Boden einer von den Reptilien her ererbten Bildung (Schuppenpapille) ein, geweblich den Nägeln sich anschließendes Gebilde (Schuppe, Hornschuppe) sich entwickelt hat, eine Kombination, der man bei den Reptilien nicht begegnet.

Daran knüpft WEBER mit Recht die Frage, ob denn diese Gebilde ausschließliches Eigentum der Schuppentiere seien, wovon bei anderen Säugetieren nichts zu finden sei; oder aber, ob sich auch anderwärts im Kreise der Säugetiere noch Hautgebilde erhalten hätten, die man auf nicht zu langem Umwege auf Reptilienschuppen zurückführen könnte?

Zu dem Ende untersuchte WEBER Säugetiere verschiedener Ordnungen und zwar Anomalurus, Castor, Myrmecophaga, Didelphys, Mus musculus und Mus decumanus, teils Embryonen, teils ausgewachsene Exemplare, bei denen sich meist am Schwanz eine Schuppenbildung erhalten hat. Er fand, daß bei allen diesen

Tieren die Hornschuppe ebenfalls einen epidermoidalen Überzug über eine langgestreckte, das Niveau der Haut, überragende Cutispapille bildet. WEBER schließt daraus, daß sich von einer Hautbedeckung, die sich bei den Reptilien, als für diese Tiere charakteristisch, in voller Entwicklung befindet, bei den Säugtieren noch Reste erhalten haben. Diese Schuppenbildung ist zu meist noch am Schwanze anzutreffen und in der Regel nur bei solchen Säugern, deren Schwanz eine Beschränkung in der Behaarung aufweist. Darin nun, daß die Manidae am ganzen Körper von diesen Schuppen bedeckt sind, erblickt WEBER einen Beweis, daß diese Beschuppung früher eine allgemeine gewesen sein muß, und es sei vielleicht auf demselben Wege der Panzer der Gürteltiere abzuleiten, vielleicht auch der Panzer der Cetaceen, dessen Bedeutung von KÜKENTHAL (23) zuerst klargelegt worden ist.

Die Behaarung der Manidae ist eine spärliche. Unter jeder Schuppe sitzen einzelne borstenartige, marklose Haare von einfachem Bau und verhältnismäßig starker Papille. In dem gänzlichen Fehlen der Talgdrüsen an diesen Haaren, sowie in der späten Entwicklung derselben (bei einem Fötus von 30 cm Länge fanden sich die Haare erst in Form von Epitheleinsenkungen) sieht WEBER eine Rückbildung des Haarkleides, die sich bei der großen Masse der Haare zunächst darin äußerte, daß die Talgdrüsen der Haare nicht mehr zur Entwicklung kamen. Nur in der Analgegend blieben die Talgdrüsen erhalten und entwickelten sich sogar in spezifischer Weise weiter. Aus dem späten embryonalen Auftreten der Haare glaubt WEBER schließen zu können, daß das Haarkleid der Manidae, das stets nur eine dürftige Entwicklung erfahren hatte, noch dazu eine spätere Rückbildung erlitt, die sich zunächst recht auffällig äußerte in einem Schwunde der appendikulären acinösen Drüsen desselben.

Bezüglich der Verwandtschaft von Manis mit den übrigen Edentaten enthält WEBER sich jedes Schlusses, ebenso wie er auf die Abstammung der Manidae nicht eingeht.

---

Unter den besprochenen Arbeiten haben einige ausführlicher Platz finden müssen, die sich nicht direkt auf unser Thema zu beziehen scheinen. Dies geschah jedoch, um für die kritische Behandlung der Schuppenfrage eine möglichst breite und umfassende Grundlage zu geben. Ich habe aber absichtlich die Untersuchungen

der früheren Autoren möglichst objektiv angeführt und habe es vermieden, hier auf die Schlüsse, welche jeder Forscher auf seine Untersuchungen aufgebaut hat, einzugehen. Dieselben sollen in einem besonderen kritischen Teil behandelt werden und zwar erst dann, wenn ich eine Reihe von Untersuchungen gegeben habe, die ich an verschiedenen Embryonen der Gürteltiere anstellte. Auch hierbei werde ich mich zunächst jeder Schlußfolgerung enthalten und nur die gefundenen Thatsachen angeben.

---

### III. Eigene Untersuchungen.

In der Sammlung des Herrn Prof. Dr. KÜKENTHAL, die mir bereitwilligst zur Verfügung gestellt wurde, befanden sich folgende Embryonen:

1) *Dasypus novemcinctus* L.: 9 Embryonen verschiedenen Alters von 5, 6, 7, 11 und 12 cm Nacken-Steißlänge.

2) *Dasypus villosus* DESM.: 6 Embryonen verschiedenen Alters von 10, 11 und 12 cm Länge.

Sodann stand mir zur Verfügung ein erwachsener *Dasypus setosus* L. der hiesigen zoologischen Sammlung, in Alkohol konserviert, und ein ausgestopfter *Dasypus novemcinctus* L.

Die Embryonen waren alle gut konserviert und eigneten sich auch zum Studium der feinsten histologischen Einzelheiten.

#### 1) Untersuchungen an *Dasypus novemcinctus*.

Es wurden zunächst einem Embryo von 5 cm Länge zwei Stückchen Haut vom Schulterpanzer und Gürtel entnommen und Längsschnitte durch dieselben gemacht. Einen solchen Schnitt, welcher zwei Gürtel ganz getroffen hat, zeigt Fig. 1. Man sieht hier deutlich, daß sich die Lederhaut zu einer mehr oder weniger dreieckigen, mit ihrer abgerundeten Spitze schwanzwärts schauenden Papille erhebt, welche das Niveau der Haut überragt. Eine überall gleichmäßig dicke Epidermis überzieht dieselbe und biegt an der Spitze der Papille zu einer tiefen, nach vorn gerichteten Einbuchtung um, von wo aus sie dann wieder allmählich zur nächstfolgenden Papille ansteigt. Diese Einbuchtung liegt in Falten zusammengeschlagen unter der Papille, also unter dem oberen

Teil des Gürtels. Von der Entwicklung eigentlicher Schuppen kann hier noch keine Rede sein, nur die Schuppenpapillen, die einander dachziegelartig überdecken, sind ausgebildet. Die Bildung der Schuppensubstanz aber nimmt erst ihren Anfang. Denn betrachten wir die histologische Struktur der Epidermis mit scharfer Vergrößerung etwas eingehender, so sehen wir (Figg. 2 und 3), daß derselben eine Lage ganz feiner, langgestreckter Zellen aufgelagert ist, welche stark lichtbrechend sind, sich gegen Farbstoff vollkommen indifferent verhalten, keine Spur von Kernrest mehr aufweisen und zuweilen sogar auch ihre Konturen verloren haben. Dieses sind unzweifelhaft verhornte Plättchen, welche den ersten Anfang der Entwicklung der Schuppensubstanz darstellen. Die Verhornung ist jedoch noch nicht überall gleichmäßig aufgetreten, sondern zumeist nur in der Mitte der Schuppenpapille, wo die Plättchen manchmal in fortlaufender Reihe nebeneinander liegen, manchmal aber auch nur vereinzelt auftreten und noch Zellen mit deutlichen Kernen an der Begrenzung der Oberfläche teilnehmen lassen. An der Spitze der Papille, sowie in der Falte zwischen zwei Papillen, ist von einer eintretenden Verhornung noch nichts zu sehen. Unter den verhornten Plättchen folgt eine Lage stark abgeplatteter Zellen (Fig. 3) mit deutlichen, länglichen oder spindelförmigen Kernen, welche sich noch intensiv gefärbt haben. Darunter liegen zwei bis drei Lagen polygonaler oder kubischer Zellen, welche aber meistens stark abgeflacht sind. Die Kerne haben mannigfache Gestalt, sind teils kugelig, teils linsenförmig, teils länglich-rund. Das Protoplasma dieser Zellen ist fein granuliert, während der Inhalt des Kernes mehr grobkörnig zu sein scheint und oft einen Nucleolus aufweist. Die tiefste Lage der Epidermis hat runde, ovale oder endlich mehr oder weniger schön ausgeprägte Cylinderzellen, welche auf der Cutis aufsitzen und deren runde, manchmal auch ovale Kerne senkrecht zur Oberfläche stehen. Man kann somit auch hier eine Einteilung der Epidermis in drei Schichten vornehmen: Stratum corneum, Stratum lucidum und Rete Malpighii; während die Zellen des St. corneum keine Färbung mehr angenommen haben und das Rete Malpighii immer lebhaft gefärbt erscheint, nimmt das Stratum lucidum auch in dieser Beziehung die Mitte zwischen den genannten Zellenlagen ein.

Der Epidermistüberzug ist jedoch nicht auf der ganzen Papille gleichmäßig, sondern zeigt einen erheblichen Unterschied in seiner Dorsal- und Ventralfläche insofern, als er auf der Ventralfläche, d. h. unterhalb der Papille, wie überhaupt in der ganzen Haut-



falte erheblich dünner ist, von dort nach der Spitze der Papille allmählich an Größe zunimmt, um an der Umbiegungsstelle sein Maximum zu erreichen (Fig. 2).

Von Epidermoidalbildungen sind hier die Haare zu erwähnen. Am erwachsenen Tier findet man an dem hinteren freien Ende jeder Schuppe eines Gürtels ein bis zwei lange, steife Haare, welche ziemlich in der Ebene der Schuppe stehen und mit ihrer Spitze schwanzwärts gerichtet sind. Von diesen Haaren finden wir bei unserem Embryo von 14 cm Länge bereits die Anlagen. Sie bestehen aus Zellwucherungen der Schleimschicht, welche bereits tief in die Cutis eingedrungen sind (Fig. 2). An der Spitze des Haarkeimes hat auch schon eine lebhafte Wucherung der Cutiszellen stattgefunden, die erste Bildung der Haarpapille. Außerdem finden sich aber noch auf der ganzen Papille zahlreiche Epitheleinsenkungen, welche ebenfalls als Haaranlagen aufzufassen sind. Dieselben sind jedoch in der Entwicklung noch nicht so weit vorgeschritten wie die an der Spitze der Papille stehenden Haare. Aus den bisherigen Beobachtungen geht schon zur Genüge hervor, daß zunächst eine papillenartige Erhebung der Lederhaut stattfindet, deren Epidermisüberzug dann allmählich anfängt, die spätere Hornschuppe zu bilden.

Die Cutis hat einen ausgeprägt faserigen Bau (Fig. 2 u. 3); es ordnen sich die Fasern so, daß die meisten eine senkrechte Richtung zur Epidermis annehmen. Die Zellkerne sind deutlich rund oder oval. Dicht unter der Epidermis, sowie namentlich am unteren Rande der Papille liegen sie viel dichter als in der Mitte derselben, so daß die Papille deutlich gegen die darunter liegende Bindegewebs- und Muskelschicht abgesetzt erscheint. Unter dem Papillarkörper zieht ein Strang von derben Bindegewebsfasern, welcher nach der Spitze der Papille zu verläuft und dort bis dicht an die Epidermis herantritt. Unter der Papille verlaufen große und starke Bündel von quergestreiften Muskeln.

Vergleichen wir diese Schnitte durch die Gürtel mit einem Schnitt, welcher durch den Schulter- oder Halspanzer gelegt wurde (Fig. 5), so sehen wir, daß die Cutispapillen zwar nicht in der Weise entwickelt sind, wie an den Gürteln<sup>1)</sup>; immerhin hat

---

1) Die Papillen bieten sich hier in etwas anderer Form, weil wir hier Querschnitte vor uns haben, d. h. Schnitte, welche senkrecht zur Längsachse des Körpers gelegt sind.

aber auch hier eine Erhebung der Cutis stattgefunden, welche deutlich eine Schuppenanlage erkennen läßt. Die Epidermis entspricht genau derjenigen der Gürtel; auch hier ist bereits eine Bildung der Hornsubstanz durch Verhornung der obersten Zellen, in denen keine Kerne mehr nachzuweisen sind, eingetreten. Unter den verhornten Plättchen zeigt die Epidermis dieselben polygonalen Zellen, sowie die schöne Cylinderzellenlage, wie bei den oben beschriebenen Schnitten des Gürtels. Zwischen den Papillen hat eine tiefe Einsenkung der Epidermis stattgefunden, die von einer starken Zellwucherung der Cutis umlagert ist. Bei starker Vergrößerung zeigt dieselbe auffallende Ähnlichkeit mit den an den Gürteln gefundenen Haaranlagen, nur ist hier die dichte Lage der Cutiszellen in der ganzen Umgebung der Einsenkung auffällig. Eine Papille (Fig. 5) zeigt uns auch 2 Haare im Querschnitt. Dieselben sind mindestens ebenso weit entwickelt, wie die großen Borsten der Gürtel und es erhellt daraus, daß von einer früheren Entwicklung der Haare an den Gürteln, wie sie KERBERT gesehen haben will, keine Rede sein kann.

Betrachten wir nun die oben geschilderten Verhältnisse an einem älteren Embryo von 7 cm Länge, wie sie uns die Figuren 7, 10 und 11 darstellen. Auf den ersten Blick sieht man, daß ein erheblicher Fortschritt stattgefunden hat. Die ganze Papille hat an Länge zugenommen. Der Epidermisüberzug scheint bedeutend dicker zu sein, der Verhornungsprozeß ist rüstig vorangeschritten, und somit haben die Schuppen schon eine beträchtliche Dicke erhalten. Der Hornüberzug ist nicht überall gleichmäßig dick, so ist er namentlich an der Spitze und der Basis der Papille noch sehr gering, ja stellenweise noch kaum wahrzunehmen. Auf dem Präparat, welchem die Abbildung 10 entnommen ist, hat sich die Haut zwischen den Gürteln durch die Behandlungsweise etwas stark hervorgeedrückt, so daß die Entfernung zwischen 2 Gürteln hier größer erscheint, als es in Wirklichkeit der Fall ist. In natürlicher Lage liegt die Falte unter den Gürteln, die sich dachziegelartig bedecken.

Im übrigen ist die Epidermis gerade so, wie die der jüngeren Stadien; zu unterst die typische Cylinderzellenlage, darüber einige Lagen flacher Zellen mit Kernen, die sich noch intensiv gefärbt haben, und zu oberst die abgeflachten und bereits verhornten Zellen ohne jeden Kernrest. Bei scharfer Vergrößerung, wie sie uns Fig. 11 zeigt, sieht man, daß die Hornplättchen nach

der Spitze der Papille zu fest und dicht aneinander liegen; nach der Basis wird ihre Anordnung lockerer.

Auffallend sind in diesem Stadium die großen Haaranlagen, zunächst die Borsten am Ende einer jeden Schuppe, sodann die zahlreichen Haare mitten in der Papille. Die Größenzunahme ist eine ganz bedeutende gewesen, auch hat die Bildung der Haar-papille durch Wucherung der Cutiszellen gewonnen. Besonders auffällig aber ist die große Drüsenanlage, die sich immer nur einseitig findet, und zwar an den großen Haaren an der Spitze der Papille auf der unteren, d. h. auf der der Papillenspitze zugekehrten Seite. Diese Drüsenanlage entsteht als eine sekundäre Ausstülpung der Haaranlage, ist aber von derselben insofern verschieden, als zwischen den Zellkernen beider ein erheblicher Unterschied besteht. Während nämlich die Kerne des breiten Haares mehr oder weniger spindelförmig und mit der Längsachse gegen die Mitte des Haares gerichtet sind, sind diejenigen der Drüsenanlage kreisrund. An der Haaranlage findet sich fernerhin beiderseits eine solide Wucherung der äußeren Wurzelscheide, die wir als Anlage der Haarbalgdrüsen ansprechen müssen, so daß für die lange Drüsenanlage nur die Deutung einer Schweißdrüse übrig bleibt, eine Vermutung, die durch spätere Stadien bestätigt wird. An dem großen Haar, der späteren Borste, macht die Epidermis einen tiefen Einschnitt zum Durchbruch des Haares, während sie über die anderen, mitten in der Papille stehenden Haaranlagen meist ohne die geringste Vertiefung hinwegzieht.

Die Cutis zeigt außer der oben bereits erwähnten Verlängerung der gesamten Papille keine Veränderung. Die Breite der Papille hat eher ab- als zugenommen.

Die entsprechenden Verhältnisse des Schulterpanzers bringt Fig. 7 zur Darstellung. Hierzu ist wenig hinzuzufügen, da die oben gegebene Schilderung der Epidermis und Haaranlagen der Gürtel auch für diese Schnitte paßt. In schöner Weise kommt hier der Unterschied zwischen Haar- und Schweißdrüsenanlage zu Tage, von der letztere die erstere an Länge weit übertrifft. Eine scharfe Abgrenzung der Schuppen hat auch hier noch nicht stattgefunden.

In bezug auf den knöchernen Panzer der Gürteltiere muß bemerkt werden, daß bei einem Embryo von 5 und 7 cm Länge von einer Anlage des eigentlichen Panzers und der Hautknochen noch nichts zu merken war. Es muß also unsere nächste Aufgabe sein, bezüglich dieser Verhältnisse ein älteres Stadium zu studieren und die weitere Entwicklung der Hornschuppe sowie der Haare

und Schweißdrüsen zu verfolgen. Hierzu nahm ich den ältesten mir zu Gebote stehenden Embryo von 12 cm Länge. Schnitte durch denselben, die uns in vollkommenster Weise die gewünschte Aufklärung geben, sind in Fig. 15 und 16 abgebildet. Beginnen wir auch hier mit der Betrachtung der Epidermis, so können wir an derselben zwei ganz deutlich voneinander getrennte, ungefähr gleich dicke Lagen unterscheiden; zu oberst eine helle, homogene Schicht, deren Zellen als blattartig aufeinander liegende Plättchen ohne jeglichen Kernrest erscheinen — die wohlentwickelte Schuppe. Darunter eine zweite Schicht, welche gegen die Epidermis der früheren Stadien keine Veränderung aufweist. Es sind also hier die Zonen der lebenden protoplasmatischen und der nicht mehr lebensfähigen, verhornten Zellen scharf gegeneinander abgegrenzt man unterscheidet sie leicht als das *Stratum corneum* und das *Stratum Malpighii*. In bezug auf ihre Dickenverhältnisse sind an der Schuppe deutliche Unterschiede wahrnehmbar; gegen Ende der Papille erreicht die Schuppe ihre größte Dicke, nach der Basis zu nimmt sie allmählich ab und geht ohne sonderlich scharfe Grenze in eine dünne, verhornte Gewebsmasse, die sich bis zur Spitze der nächstfolgenden Papille hinzieht, über. Auf diese Weise ist die Hautfalte zwischen der Basis einer Papille und der Spitze der nächstfolgenden ebenfalls mit hornigen, aber bedeutend dünneren und lockeren Gewebsmassen überdeckt, die ebenso wie die Schuppe durch Verhornung der Epidermis entstanden, aber dennoch weit verschieden von derselben sind. An der Spitze der Papille fällt die Schuppe gegen das dieselbe durchbrechende Haar hin steil ab.

Die Haaranlagen haben eine erhebliche Änderung erfahren. War bei einem Embryo von 5 cm Länge ein Größenunterschied zwischen den einzelnen Haaranlagen nicht wahrzunehmen und bei dem Embryo kaum ein Haar bezüglich der eigenen oder der Schweißdrüsenanlage zurückgeblieben, so besteht bei einem Embryo von 12 cm ein so wesentlicher Unterschied zwischen den großen Haaren an der Spitze der Papille und den übrigen Haaren, daß wir letztere sofort als in der Entwicklung zurückgeblieben bezeichnen müssen. Die große Borste ist bezüglich ihrer Einzelheiten, Haarschaft, Haarbalg, Papille und Talgdrüse bereits vollkommen entwickelt und überragt das Niveau der Haut um ein beträchtliches Stück. Unvergleichlich weniger haben die übrigen Haare in der Mitte der Papille zugenommen; es hat zwar eine Größenzunahme stattgefunden und auch eine Anlage der Talg-

drüsen und der Haarpapille, jedoch ist der Unterschied ein so gewaltiger, daß wir nicht umhin können, diese Anlagen als rudimentär zu bezeichnen. Die Vermutungen über die Schweißdrüsenanlage haben sich bestätigt; man sieht auf diesem Stadium (Fig. 15) eine typisch ausgebildete Schweißdrüse, wie man sie sich schöner nicht denken kann. Ein langer, unverästelter Ausführungsgang, der oben dicht unter der Epidermis in den Haarbalg ausmündet, verläuft gerade oder nur wenig gekrümmt in die Cutis und endigt in einem vielfach gewundenen Knäuel. Auf feinere histologische Einzelheiten brauche ich hier nicht weiter einzugehen; für die vorliegende Arbeit genügt es, das Vorhandensein derselben nachgewiesen zu haben. Aber auch diese Schweißdrüsen erliegen späterhin vielfach einer Rückbildung bei der Entstehung des knöchernen Panzers. Daß dieselbe bei einem Embryo von 12 cm schon begonnen hatte, fühlt man, wenn man die kleinen Hautstückchen dem Embryo mit der Scheere entnimmt. Es mußte daher eine geeignete Entkalkungsmaßregel vorgenommen werden, um die Haut schnittfähig zu machen.

Nach Fig. 15, auf welcher die Verknöcherung an verschiedenen Stellen bereits eingetreten ist, kann es nicht mehr zweifelhaft sein, daß die Bildung des Knochenpanzers durch eine sekundäre Verknöcherung der Cutis vor sich gegangen ist. Dieselbe kann an mehreren Stellen ganz unabhängig voneinander auftreten. Hernach verschmelzen die einzelnen Stücke, deren Längsachse mit der Längsachse der Papille annähernd parallel verläuft, miteinander zu einem einheitlichen Panzer. Die Verknöcherung beginnt allemal, wie meine sämtlichen Schnitte zeigen, zwischen den Haaren und Schweißdrüsen der Cutispapille, so daß sich dieselben noch eine Zeit lang ungestört weiterentwickeln können. Bei der späteren Verschmelzung der einzelnen Stücke bleibt nun vielfach ein kleiner Bezirk um die Haare unverknöchert, so daß der Panzer des erwachsenen Tieres zwischen den Knochenplättchen feine Löcher aufweist; jedoch nicht überall, denn vielfach sind auch die einzelnen Knochenplättchen fest miteinander verschmolzen, die Haare und Schweißdrüsen sind alsdann von der Verknöcherung auseinandergerissen und verdrängt worden. Ein Beispiel dafür liefert Fig. 16, wo der Knochen Haare und Schweißdrüsen in zwei Teile getrennt hat, so daß sich über demselben der Rest des Drüsenkanals, unter demselben der Rest des Drüsenknäuels befindet, welche dann alsbald einer allmählichen Rückbildung unterliegen. Schon aus diesen Beobachtungen geht deutlich hervor,

daß der Knochenpanzer der Gürteltiere eine sekundäre Neuerwerbung ist, die zur teilweisen Rückbildung der Haare und Schweißdrüsen geführt hat.

Über die Entwicklung der Schuppen am Schulterpanzer eines Embryo von 12 cm Länge giebt uns Fig. 14 die gewünschte Aufklärung. Während hier auf einem früheren Stadium eine scharfe Abgrenzung der Schuppen noch nicht zu sehen war, sind jetzt Haupt- und Furchungsschuppen deutlich erkennbar und durch entsprechende Einsenkung der Epidermis scharf voneinander getrennt. Auf jeder Hauptschuppe liegen vier im Querschnitt getroffene Haare, während die Furchungsschuppen stets frei von solchen sind. Eine Verknöcherung, wie sie an den Gürteln (Fig. 15) zu sehen war, ist hier noch nicht eingetreten, woraus zu ersehen ist, daß die Verknöcherung zunächst an den Gürteln sich geht.

Wenn ich zum Schlusse noch einmal die Ergebnisse der Untersuchungen an *Das. novemcinctus* zusammenfasse, so hat sich ergeben, daß bei der Entwicklung des Gürtelpanzers zunächst eine starke papilläre Erhebung der Lederhaut stattfindet, deren Epidermisüberzug ganz allmählich Anlaß giebt zur Bildung der eigentlichen Hornschuppen. Der Knochen entsteht durch eine sekundäre Verknöcherung der Cutispapillen, welche an verschiedenen Stellen vereinzelt auftritt und später zu einem einheitlichen Panzer verschmilzt. Dadurch werden die in der Mitte der Papille, d. h. zwischen den einzelnen Schuppen, sich anlegenden Haare und Schweißdrüsen teilweise verdrängt und unterliegen einer baldigen Rückbildung. An einigen Stellen ist die Verknöcherung nicht vollkommen, und es bleiben feine Löcher zum Durchtritt der Haare erhalten. Diese Haare sind aber nur in frühester Jugend vorhanden und verschwinden mit zunehmendem Alter ebenfalls.

## 2. *Dasypus villosus*.

*Dasypus villosus* unterscheidet sich von *Dasypus novemcinctus* zunächst dadurch, daß zwischen Schulter und Hüftpanzer meist nur 6 oder 7 voneinander getrennte, bewegliche Gürtel entwickelt sind. Vergleicht man zwei etwa gleichalterige Embryonen miteinander, so muß sofort der gewaltige Unterschied in der Haut



der beiden Tiere auffallen. Während *Das. novemcinctus* eine helle, fast weiße, glatte Haut besitzt, an der schon bei oberflächlicher Betrachtung die wohl ausgebildeten Schuppen, die Haupt- und Furchungsschuppen, sowohl an den Gürteln, wie am Schulter- und Hüftpanzer, in die Augen fallen müssen, ist die Haut von *Das. villosus* schmutzig-grau und runzelig und erst bei genauerer Betrachtung mit der Lupe kann man die einzelnen Schuppen wahrnehmen. Sie sind erheblich verschieden von denen des *Das. novemcinctus*. Zunächst sind die Schuppen noch nicht scharf voneinander abgegrenzt; in der Mitte liegt wohl die mit ihrer breiten Seite nach dem Schwanze hin gerichtete Hauptschuppe, wenn sie auch nicht so deutlich hervortritt. Aber statt der bei *Das. novemcinctus* daneben liegenden einheitlichen, mit der Spitze nach hinten gerichteten, kleinen Furchungsschuppen sieht man hier jederseits von der Hauptschuppe vier bis fünf kleinere Schüppchen, die noch deutlich voneinander zu unterscheiden sind. Zwischen den selben sieht man kleine dunkle Punkte, die sich bei scharfer Betrachtung als Durchtrittsstellen der in der Papille stehenden Haare ergeben. Die letzteren sind aber noch nicht allgemein zum Durchbruch gekommen, nur hie und da überragt ein Haar das Niveau der Haut. Die vier bis fünf kleinen Schüppchen zu beiden Seiten der Hauptschuppe vereinigen sich mit derselben zu größeren Schuppen, die durch tiefe Furchen voneinander abgegrenzt sind. Unter dem hinteren Rande einer jeden solchen Schuppe schauen mehrere, manchmal sechs bis acht, Borsten hervor, die sich vor denen eines gleichalterigen *Das. novemcinctus* an Länge und Zahl auszeichnen.

Zwischen *Dasypus novemcinctus* und *villosus* besteht also ein erheblicher Unterschied erstlich in der Beschuppung, die bei ersterem bereits deutlich ausgebildet und in Haupt- und Furchungsschuppe differenziert ist, während sie bei letzterem noch kaum zu sehen ist, und zweitens in der Behaarung, und zwar insofern, als bei *Das. novemcinctus* nur an dem hinteren Rande der Schuppe vereinzelte Haare zum Durchbruch gelangt sind, während sich bei *Das. villosus* nicht nur hier zahlreiche, sondern auch zwischen den Schuppen einzelne Haare zeigen.

Von *Das. villosus* standen mir sechs Embryonen zur Verfügung, die aber leider nur einen ganz geringen Größen- und Altersunterschied aufwiesen und zwischen 10—12 cm differierten. Gleichwohl glaubte ich dieselben zum Vergleich heranziehen zu müssen.

Einen Einblick in diese Verhältnisse gewährt uns ein Längsschnitt durch die Gürtel (Fig. 12). Hier ist es allerdings schon zur Bildung einer eigentlichen Cutispapille gekommen, die sich über das Niveau der Haut erhebt und mit ihrer Spitze schwanzwärts schaut. Jedoch hinter der Papille des *Das. novemcinctus*, die wir in der Fig. 1 gesehen haben, steht sie an Länge und an Schönheit der Ausbildung bedeutend zurück. Der Epidermisüberzug ist erheblich breiter und weist in seiner ganzen Länge, sowohl auf der Papille als auch in der Hautfalte keinen Unterschied in seiner Dicke auf. Von dem Beginn einer Verhornung ist noch nichts zu sehen, denn die Epidermiszellen sind überall gleichmäßig gefärbt und besitzen noch alle Kerne, die allerdings in bezug auf ihre Größe und Färbung weniger deutlich hervortreten.

Den oben erwähnten Unterschied in der Behaarung zeigt Fig. 12 deutlich. Was zunächst die Borste am hinteren Ende der Papille betrifft, so ist vor allem die Länge und Stärke derselben zu erwähnen. Sodann sind auch hier die Haare zwischen den Papillen zum Durchbruch gelangt<sup>1)</sup>. Sie sind ebenfalls vollkommen entwickelt und lassen einen Haarbalg, Schaft, Papille und Talgdrüsen deutlich erkennen. Hierdurch unterscheiden sie sich erheblich von den Haaren des *Das. novemcinctus*, welche sogar bei einem etwas älteren Embryo noch nicht zur Ausbildung eines Haarschaftes gekommen sind (Fig. 15) und eben erst in Begriff stehen, eine Talgdrüse anzulegen, deren vollständige Entwicklung aber an vielen Haaren überhaupt nicht mehr erreicht wird, da dieselben inzwischen von der Verknöcherung verdrängt werden. Entsprechend den bei *Das. villosus* noch erkennbaren und deutlich abgegrenzten Schüppchen und den dazwischen stehenden Haaren macht auch die Epidermis zwischen denselben eine tiefe Einsenkung. Auffallend ist das Fehlen der Schweißdrüsen, von denen ich bei *Das. villosus* nirgendwo auch nur eine Spur gefunden habe.

So groß nun der Unterschied in der Entwicklung der beiderseitigen Haare ist, so groß ist auch die Übereinstimmung in der Stellung und Zahl derselben. So namentlich am Schulterpanzer,

---

1) Der in Fig. 12 abgebildete Schnitt hat die die Furchungsschuppe zusammensetzenden kleineren Schüppchen getroffen, ist aber nicht ganz parallel zu der Hauptschuppe gelegt, so daß das 1. und 3. Haar nicht ganz zu sehen ist; letzteres ist sogar nur eben angeschnitten. Doch wie sich in meiner Serie verfolgen läßt, sind hier alle drei Haare zum Durchbruch gelangt.

den die Fig. 13 und 14 zur Darstellung bringen. Es liegen bei beiden Tieren jedesmal vier Haare dicht zusammen. Jedoch ist es auch hier bei *Das. villosus* noch nicht zur Ausbildung eigentlicher Schuppen gekommen; die Epidermis überzieht die Cutis wellenförmig, deren einzelne, an Größe wenig verschiedene Erhebungen vielleicht der späteren Schuppe entsprechen können; die Schuppen selbst aber sind noch nicht ausgebildet. Bei *Das. novemcinctus* dagegen sind Haupt- und Furchungsschuppen deutlich voneinander geschieden und von einer dicken Hornschuppe bedeckt. Die vier erwähnten Haare liegen jedesmal in der Hauptschuppe, wogegen die Furchungsschuppen niemals Haare aufzuweisen haben. Doch auch hier tritt wieder der Unterschied in der Entwicklung der Haare klar zu Tage: die Haare des *Das. novemcinctus* sind erheblich kleiner, sie sind rudimentär.

Die Entwicklung der Schuppen, sowie den Beginn der Verknöcherung und das Verhalten der Haare bei derselben konnte ich leider nicht weiter verfolgen, da mir die hierzu nötigen älteren Stadien von *Das. villosus* fehlten. Schnitte durch einen 2 cm längeren Embryo ergaben keine Resultate, da die Entwicklung der Schuppen und Haare nicht weiter vorgeschritten war.

---

#### IV. Kritischer Teil.

Durch meine vorstehenden und die früheren Untersuchungen älterer Autoren scheint mir ein ausreichendes Thatachenmaterial geliefert worden zu sein, um darauf eine Erklärung von der morphologischen und phylogenetischen Bedeutung des Gürteltierpanzers zu begründen.

Für den wichtigsten Befund halte ich die embryonal angelegten Haare des *Dasypus novemcinctus*, die schon allein genügen, uns eine richtige Vorstellung von den Vorfahren der Gürteltiere zu geben, da wir gezwungen sind, uns dieselben als echte Säugetiere mit dichtem Haarkleid und wohlentwickelten Schweißdrüsen vorzustellen. Doch diese letzte Frage soll in einem späteren Teil erst dann ausführlich behandelt werden, wenn wir unsere Ansicht über die morphologische Bedeutung der Schuppen auf Grund der vorliegenden Untersuchungen geäußert haben.

## 1. Die morphologische Bedeutung der Schuppen.

Bei der Beantwortung dieser Frage muß ich mich an M. WEBER anlehnen und sie für die Schuppen der Gürteltiere ebenso beantworten, wie WEBER sie für die Schuppen der Manidae beantwortet hat, denen er die morphologische Bedeutung einer Schuppe im Sinne der Schuppen der Reptilien beilegt. Ich verstehe hierunter mit WEBER eine Papille der Lederhaut, die sich über das Niveau der Haut erhebt und von einer Epidermis überzogen ist, welche die spätere Hornschuppe entstehen läßt. Zwischen den Schuppen der Reptilien und Gürteltiere besteht aber ein großer Unterschied in der Gestalt und Form der Schuppen. Bei den ersteren sind die Papillen verhältnismäßig klein und etwa einem gleichschenkligen Dreieck zu vergleichen, welches nur mit der Basis aufgewachsen ist, mit dem weitaus größeren Teil aber frei nach hinten ragt. Bei Dasypus dagegen stellt ein jeder, den Körper halbkreisförmig umziehende Gürtel gewissermaßen eine einzige große Papille dar, die zum weitaus größten Teil festgewachsen ist und nur mit der äußersten Spitze über den nächstfolgenden Gürtel hinwegragt. Über diese große Papille zieht die Epidermis gleichmäßig hinweg und entwickelt die harte, hornige Substanz. Der Unterschied zwischen den Schuppen der Reptilien und der Dasypodidae besteht also vor allem darin, daß bei letzteren nicht für jede Schuppe eine besondere Papille erhalten bleibt, sondern daß alle Schuppen eines Gürtels einer einzigen, durch Verschmelzung entstandenen Papille aufsitzen. Außerdem aber unterscheiden sich von solchen Reptilienschuppen die Schuppen der Edentaten noch dadurch, daß der Hornüberzug seinem histologischen Wesen nach bei beiden verschieden ist, und daß derselbe bei den Reptilien nur vorübergehender Natur ist und periodisch durch die Häutung abgeworfen wird, während er bei den Schuppen- und Gürteltieren ein bleibendes Gebilde darstellt. Man kann die Schuppen der Reptilien und Gürteltiere dennoch immerhin als homologe Gebilde ansehen, insofern als sie sich in gleicher Weise entwickeln, muß sich aber wohl hüten, letztere, so wie sie vor uns liegen, direkt auf Reptilienschuppen zurückführen zu wollen und als etwas von denselben Ererbtes anzusehen. Denn wir haben oben schon ausdrücklich erwähnt, daß die Dasypodidae von behaarten Säugetieren abstammen. Nur das Vermögen der Gürteltierhaut, solche Papillen und Schuppen zu entwickeln, ist das von

den Reptilien Ererbte<sup>1)</sup>. Solchergestalt ist unsere Meinung über die morphologische Bedeutung der Schuppen der Gürteltiere in Übereinstimmung mit WEBER's Erklärung bezüglich der morphologischen Bedeutung der Schuppen der Manidae. Ehe man jedoch hierauf weitere Schlüsse auf die Abstammung und Verwandtschaft der beiden Gruppen gründet, wird es besser sein, zunächst die Ansichten, welche die früheren Autoren über das Integument der Gürteltiere geäußert haben, einer kritischen Betrachtung zu unterwerfen.

## 2. Die Ansichten früherer Autoren.

Die Arbeiten, welche bisher über das Integument der Gürteltiere erschienen sind, beschränken sich im großen und ganzen auf äußere Beschreibungen, was jedoch nicht wunderbar erscheinen wird, wenn man bedenkt, daß die Arbeiten zum Teil in einer Zeit erschienen sind, als der Begriff der Zelle noch kaum begründet war und die optischen Hilfsmittel auch noch auf einer unvollkommenen Stufe standen. Trotzdem haben sich auf diese Untersuchungen mannigfache Ansichten und Vorstellungen aufgebaut, die vielfach Anlaß zu voreiligen Verknüpfungen gegeben haben.

Abgesehen von RUDOLPHI (1), der erkannt hat, daß der Panzer der Gürteltiere aus Knochen besteht, hat wohl HEUSINGER (2) das Verdienst, sich zuerst eingehender mit den Schuppen in den verschiedenen Gruppen der Säugetiere befaßt zu haben. Die gröberen Verhältnisse beurteilt er sehr gut, dagegen fehlen histologische Einzelheiten noch vollkommen. Das Grundprinzip „die Schuppen der Reptilien sind Cutispapillen“ ist von HEUSINGER zuerst aufgestellt und ausgeführt worden. Seine Auffassung der Schuppen am Schwanz verschiedener Säuger (Biber, Ratte), aus denen er als reine Epidermoidalgebilde die wahren Schuppen und Gürtel allmählich hervorgehen lassen will, ist aber irrtümlich. Er denkt sich nämlich den Biberschwanz durch eine große Anzahl epidermoidaler Einsenkungen in sechseckige Hautstückchen zerlegt, die sich allmählich immer tiefer einsenken und dadurch zur Entwicklung der wahren Schuppen und Gürtel führen. Die wahre

---

1) Hierbei ist natürlich nicht an die heutigen Reptilien zu denken, die ja genetisch überhaupt nichts mit den Säugetieren zu thun haben, sondern an längst ausgestorbene Proreptilien, die als die gemeinsamen Vorfahren der heutigen Reptilien und Säugetiere angesehen werden.

Ursache für die Beschuppung des Biberschwanzes hat er aber nicht erkannt; dieselbe liegt nämlich tiefer. Denn wie WEBER (22) in seinen Untersuchungen an einem jungen *Castor canadensis* deutlich bewiesen hat, hat auch hier eine papilläre Erhebung der Cutis stattgefunden, und es liegt eine jede sog. Schwanzschuppe auf einer riesigen Lederhautpapille. Noch eigentümlicher ist HEUSINGER's Ansicht über die Entstehung des ganzen Panzers der Gürteltiere, obschon dessen knöcherne Natur bereits von DAUBENTON (p. 517) durch einen Verbrennungsprozeß festgestellt und von RUDOLPHI in die Litteratur eingeführt worden war. HEUSINGER erklärt denselben, ohne jemals selbst Untersuchungen darüber angestellt zu haben, für „dem Horngewebe angehörige Absonderungen der Lederhaut“.

Für immer beseitigt wurden diese irrtümlichen Ansichten von v. RAPP (5) in seinen grundlegenden anatomischen Untersuchungen über die Edentaten. Nach RAPP besteht der Panzer der Gürteltiere aus zwei Schichten, der verknöcherten Lederhaut und den darüberliegenden hornartigen Epidermoidalschuppen. Waren somit die gröberen Verhältnisse erst richtig erkannt, so konnte man auch an eine Untersuchung der histologischen Einzelheiten herantreten. Die ersten Mitteilungen darüber verdanken wir H. MEYER (6), die für alle späteren Zeiten maßgebend geworden sind und deren Exaktheit man um so mehr bewundern muß, wenn man bedenkt, daß MEYER zu seinen Untersuchungen, wie er selbst angiebt, „Stücke von trocken aufbewahrter Haut des *Das. novemcinctus*“ benutzte.

Die Zusammensetzung des Panzers aus Knochenplättchen, die sich an Schulter und Hüfte zu einem festen Panzer, am Rücken zu gegeneinander beweglichen Gürteln anordnen, hat MEYER zuerst beschrieben. Der Anordnung derselben entsprechen die durch regelmäßige Umwandlung der Epidermis entstandenen Hornschuppen. Dieselben läßt er jedoch nicht direkt mit den Knochentafeln in Verbindung treten, sondern unterscheidet über den letzteren noch eine besondere Schicht der Cutis <sup>1)</sup>. Diese Frage, ob die Schuppen den Knochentafeln direkt aufliegen (LEYDIG), oder ob sich zwischen

---

1) Er behauptet sogar, daß die Knochenplättchen von allen Seiten von der Substanz der Cutis umgeben seien, und teilt die Cutis demnach in drei Schichten, als erste Schicht: die Lederhaut über den Knochenplättchen, als zweite Schicht: die Knochenplättchen, und als dritte: die Lederhaut unter den Knochenplättchen. Diese Ansicht ist späterhin von LAMPE widerlegt worden.



dieselben noch eine besondere Schicht der Cutis (MEYER) oder ein MALPIGHI'sches Netz (v. RAPP) einschiebe, hat in der späteren Litteratur manchen Staub aufgewirbelt, und auch heute sind die Akten darüber noch nicht geschlossen. KERBERT (18), der, soweit mir bekannt geworden, sich zuletzt mit der Frage beschäftigt hat, mußte dieselbe wegen der Unzulänglichkeit seines Materials offen lassen und auch mir ist es leider nicht möglich, dieselbe definitiv aus der Welt zu schaffen, denn auch bei meinem Embryo war es noch nicht zur völligen Verknöcherung der Papille gekommen. Immerhin möchte ich mich aber an LEYDIG, der die Schuppen den Knochentafeln direkt aufliegen läßt, anschließen.

MEYER war auch der Erste, der seine Untersuchungen auf die Haare des Dasypus ausdehnte. So fand er die Löcher für die Haarsäcke in den Knochenplättchen an derjenigen Stelle, an welcher die Linien zwischen je zwei Furchungsschuppen an den Rand der Hauptschuppe stoßen, und diese Löcher fand ich ebenfalls, wenn auch nicht allgemein, an einem ausgestopften Dasypus novemcinctus der hiesigen zoologischen Sammlung. Man sieht also, daß ein kleiner Bezirk der Cutispapille rings um die Haare unverknöchert bleibt. Manchmal jedoch sind die Knochenplättchen fest miteinander verwachsen, so daß von dem ursprünglichen Standort der Haare nichts mehr zu sehen ist. Daß dieselben bereits beim Eintritt der Verknöcherung verdrängt und rückgebildet werden können, hat ja die Untersuchung bewiesen (Fig. 15). Entsprechend den Löchern der Knochenplättchen finden sich auch auf den Hornschuppen, dort, wo Haupt- und Furchungsschuppen aneinander stoßen, feine Poren, die Durchtrittsstellen der Haare. Jedoch ist die Zahl derselben bedeutend geringer als die Zahl der Löcher in den Knochenplättchen, so daß nicht für jedes der letzteren eine Öffnung zwischen der Hornschuppe vorhanden ist. Die Haare, die ja ohnehin sehr kurz, hell und marklos sind, treten nur sehr selten, worauf MEYER bereits hinwies, über die Oberfläche der Haut heraus und auch dann nur in der frühesten Jugend. Sonderbarerweise erwähnt MEYER die unter dem hinteren Rande der Schuppen stehenden Haare mit keinem Wort; unzweifelhaft ist aber anzunehmen, daß ihm dieselben bekannt gewesen sind, da sie immerhin leichter zu finden sind, als die feinen Öffnungen in den Knochenplättchen. Er scheint hierauf aber keinen besonderen Wert gelegt zu haben.

Diese Untersuchungen MEYER's fanden dann ihre Bestätigungen und Ergänzungen durch den unermüdlichen Forscher LEYDIG (10),

der in seinen Arbeiten über die Bedeckungen der Säugetiere besonders zur Lösung der Frage nach der Bedeutung der Schuppen beigetragen hat. Wie oben bereits erwähnt, läßt LEYDIG die Hornschuppe der Papille unmittelbar aufliegen, eine Ansicht, der wir uns anschließen möchten<sup>1)</sup>).

Ebenso möchten wir uns bezüglich der Bedeutung der Schuppe an denselben Autor anschließen, der die Schuppen vom histologischen Gesichtspunkte aus mit den Nägeln vergleicht, dabei aber betont, daß die Schuppen darin gleichen, daß die Lederhaut für jede Schuppe eine kolossale Papille bildet. Physiologisch schreibt LEYDIG der Papille die Bedeutung eines Ernährungsorganes der Epidermis zu, welches die Gefäße in dieselbe hineinführt und dadurch eine raschere und allseitigere Durchsickerung der ernährenden Flüssigkeit ermöglicht, die bei einer gewissen Dicke der Epidermis nur langsamer in die vielen Zellen eindringen könnte, wenn sie von der durchweg ebenen Lederhaut besorgt wird. Daher richtet sich auch die Stärke des Papillenkörpers nach der Dicke der darüber liegenden Epidermis, da die Ernährung eines dicken Oberhautgebildes es notwendig macht, daß in ihrer Substanz viele Ernährungsherde — und das sind die gefäßführenden Papillen — zugegen sind.

Da LEYDIG das Vorhandensein von Schweißdrüsen bei *Dasypus novemcinctus* in Abrede stellt und nur „die mächtigen Talgdrüsen an den vereinzelt stehenden Haaren“ beschreibt, so ist zu vermuten, daß LEYDIG, da seine Embryonen noch nicht so weit entwickelt waren, um die Schweißdrüsen als solche zu erkennen, die ersten Anlagen derselben für Talgdrüsen gehalten hat.

Die Kenntnisse von dem Integument der Gürteltiere wurden dann noch erweitert von KERBERT (19), der Untersuchungen über die Entwicklung desselben an zwei allerdings gleichalterigen Embryonen von *Dasypus novemcinctus* angestellt hat.

Was zunächst das Äußere seiner Embryonen betrifft, so scheint KERBERT übersehen zu haben, daß es auch Gürteltiere mit weniger als neun Gürteln giebt. Denn er deutet zwei hintere seitliche Falten seines Embryos als „noch nicht vollkommen ausgebildete Gürtel“, wozu jedoch zu bemerken ist, daß diese Falten zeitlebens erhalten bleiben und niemals in der Mitte zu einem vollkommenen Gürtel zusammenwachsen. An einem erwachsenen Gürteltier, mag es nun neun, acht oder gar nur sieben Gürtel haben, ist der letzte

---

1) Vergl. S. 537.

Gürtel nur durch zwei seitliche Falten angedeutet und in der Mitte mit dem Hüftpanzer verwachsen. Auch sind die Schuppen in der Mitte des letzten Gürtels bereits viel runder als an den Seiten und ähneln mehr den Schuppen des Hüftpanzers. Hier sind ja die Gürtel, die doch nur eine seitliche Bewegung der Wirbelstiele ermöglichen sollen, überflüssig, da eine Bewegung des Beckens ausgeschlossen ist.

In Bezug auf die histologische Struktur der Haut des ausgewachsenen Tieres schließt KERNER sich im wesentlichen an MEYER und LARSEN an und erwähnt nur noch, daß auch am hinteren freien Rande der Hornschuppen an den Gürteln deutliche Haare hervortreten. Seiner Beschreibung der histologischen Struktur der Epidermis und Cutis, die er noch durch eine gute Abbildung eines Gürtelschnittes erläutert hat, muß ich im allgemeinen beistimmen und finde sie auch durch meine Schnitte bestätigt. Jedoch über die Auffassung der glatten, kernlosen Zellen in der obersten Schicht der Epidermis scheint er anderer Ansicht gewesen zu sein. Er erblickt in diesen Zellen, „welche sich leicht abklopfen und an einigen Stellen gar nicht mehr vorhanden sind“, den Rest einer Epitrichialschicht und zeichnet dieselbe in seiner Abbildung als ununterbrochene, die Epidermis gleichmäßig überziehende Schicht, an der man an einigen Stellen noch deutliche Kerne wahrnehmen kann. Während wir also in Übereinstimmung mit WELCKER (22) in diesen glatten, kernlosen Zellen, die sich immer nur in der Mitte der Cutispapille gezeigt haben, die Anlage einer Schuppe, also den ersten Anfang einer Bedeckung zu sehen glauben, deutet KERNER dieselbe als Rudiment einer Epitrichialschicht, also als Rest einer im frühesten Embryonalleben vorhanden gewesenen Bedeckung, die an einigen Stellen bereits nicht mehr vorhanden ist. Er bezieht sich dabei auf WELCKER (11), der ebenfalls ein Epitrichium bei *Dasypus novemcinctus* nachgewiesen haben soll. WELCKER jedoch erblickt nur in den von uns als verhornte Plättchen bezeichneten Zellen „eine dem Epitrichium analoge Bildung“ und sagt ausdrücklich, „daß ein Epitrichium bei *Dasypus novemcinctus* nicht vorkommt“. Auch könnte das Epitrichium in diesem Stadium, wo die Haare bereits über die Haut hervorgebrochen sind, der Epidermis nicht so fest anliegen, wie es auf KERNER's Abbildung den Anschein hat, es hätte dasselbe ja bereits von den die Haut durchbrechenden Haaren in die Höhe gehoben werden müssen.

Bezüglich der Haare ist KERBERT der Ansicht, daß sich dieselben zuerst an den Gürteln und erst später an dem Panzer entwickeln. Ich habe aber einen Unterschied in der Größe oder der zeitlichen Entwicklung der Haare nicht finden können, denn wie die Fig. 7 und 10 beweisen, sind dieselben am Gürtel und Schulterpanzer desselben Embryos gleich weit entwickelt. In den Talgdrüsen hat KERBERT sich ebenso wie LEYDIG geirrt. Er bezeichnet in seiner Abbildung eine lange einseitige Drüse, welche auf der der Papillenspitze zugekehrten Seite des Haares liegt und demselben an Länge fast gleichkommt, als Talgdrüse. Wie wir aber oben gesehen haben (Fig. 15), kann es nur eine Schweißdrüse sein, denn es finden sich ja außer derselben noch beide, vollständig ausgebildete Talgdrüsen. KERBERT scheint keine Schnittserien angefertigt zu haben, er hätte sonst auf den weiteren Schnitten die Talgdrüsen finden müssen. Denn nach dem Eintritt der Verknöcherung zu urteilen, entspricht sein Schnitt einem Embryo von 12—13 cm Länge; es werden also bei demselben die Talgdrüsen schon vorhanden gewesen sein. Ältere Embryonen, bei denen die Verknöcherung schon weiter vorgeschritten war, hat KERBERT auch nicht zur Verfügung gehabt, weshalb er auch, wie an anderer Stelle bereits erwähnt wurde, die Frage, ob die Schuppen den Knochenplättchen unmittelbar aufliegen oder nicht, unbeantwortet lassen mußte.

Aus dem ersten Auftreten der Verknöcherung in der Cutispapille schließt KERBERT jedoch mit Recht, daß die Bildung der Hautknochen und somit des Panzers der Gürteltiere in derselben Weise vor sich geht, wie bei der sog. sekundären Knochenbildung.

Am Schlusse seiner Arbeit macht KERBERT dann noch einen wenig glücklichen Versuch, die schuppenartigen Hautbedeckungen in der Reihe der Säugetiere (Dasypus, Schwanz von Castor u. s. w.) mit den Haaren und Federn zu homologisieren. Er nimmt dabei mit GÖTTE, REISSNER, STUDER u. a. an, daß die erste Anlage des Haares beim Menschen und allen übrigen Säugetieren nicht eine Einsenkung des Rete Malpighii in die Cutis sei, sondern, wie bei den Schuppen und Federn, eine Erhebung der Cutis in die Epidermis, also eine wahre Papille. Denn während diese Papillen bei den meisten Säugetieren durch die wuchernde Schleimschicht in die Tiefe der Cutis gedrängt würden, um hier Haare zu bilden, so bildeten sie sich am Schwanz von Castor und beim Dasypus zu schuppenartigen Gebilden aus, auf dieselbe Weise, wie dies bei den Reptilien stattfindet. Es ist dies jedoch eine Auffassung, die

ich nicht mit KERBERT teilen kann. Schuppen und Federn sind homologe Gebilde und entstehen beide aus einer papillären Erhebung der Cutis, die Haare aber haben mit den Schuppen als solchen nichts zu thun. Die erste Anlage der Haare ist doch wohl ebenso wie die der Zähne (soweit sie sich als Schutzgebilde in der Haut entwickeln z. B. bei den Selachiern) auf eine Einsenkung der Epidermis in die Cutis zurückzuführen, zu welcher die Cutispapille erst sekundär zum Zweck der besseren Ernährung und Befestigung hinzugetreten ist. Für eine solche Erklärung für die Entstehung der Haare aus einer Einsenkung der Epidermis in die Cutis spricht auch die reihenförmige Anordnung der Haare, wie sie ja bei allen Säugern mehr oder weniger deutlich ausgeprägt ist.

Wenn auch noch großes Dunkel herrscht bezüglich der Form und des Baues der Haare bei ihrem ersten phylogenetischen Auftreten, so muß man doch wohl mit W. HAAKE (25) annehmen, daß das Haarkleid von Reptilien ähnlichen<sup>1)</sup> Vorfahren erworben wurde in einer Zeit, wo das Klima eine durch kalte Winter und kühle Sommer bedingte, erhebliche und schnell zunehmende Abkühlung erfuhr. Einem solchen Klima konnten nur Tiere mit einem schlecht wärmeleitenden und deshalb warmhaltenden Haarkleid, dessen Entstehung durch Naturzüchtung wahrscheinlich mit der Erwärmung des Blutes Hand in Hand ging, erfolgreich trotzen. Da man sich nun nicht denken kann, daß erst nach einem Schwund des Schuppenkleides der erste Schritt zur Entwicklung eines Haarkleides gethan wurde, ist man zu der Annahme gezwungen, daß die Entstehung der Haare mit dem Schwund der Schuppen gleichzeitig stattfand, und daß die Haare bereits auftraten, als die Schuppen noch vorhanden waren. Die Haare konnten natürlich die harten und festen Schuppen nicht durchbrechen, sondern konnten sich nur zwischen denselben bzw. unter dem hinteren freien Rand derselben entwickeln. Zwischen den Schuppen, die durch eine papilläre Erhebung der Cutis entstanden sind, konnte nicht noch eine zweite papilläre Erhebung der Cutis stattfinden, und es konnten die Haare nur aus einer Einsenkung der Epidermis, wie sie ja stets zwischen zwei Schuppen zu finden ist, hervorgehen. Auf Querschnitten durch ein beliebiges Stückchen Reptilienhaut sieht man nämlich zwischen den Schuppen stets eine Einsenkung der Epidermis, ähnlich derjenigen der Haaranlage, deren Seiten

---

1) Vergl. S. 536 Anmerkung.

um so näher aneinander liegen, je dichter die Schuppen zusammenstehen. In dieser Epidermiseinsenkung erblicke ich den Ort für die Entstehung der Haare, aus welcher die Haare durch eine Verhornung der Epithelzellen hervorgegangen sind. Somit waren die Schuppen das Bedingende und regelten die Anordnung der Haare. Freilich hat es auch nicht gefehlt an Autoren, welche die wirtelförmige Stellung der Haare als das primäre ansehen, die die Form der Schuppen bedingt haben soll!

Wenn auch hiermit die mir bekannt gewordenen Arbeiten über das Integument der Gürteltiere erschöpft sind, so möchte ich doch noch auf die Arbeit WEBER's (22) über das Genus *Manis*, welche ich bereits im Vorhergehenden des öfteren anführen mußte, etwas näher eingehen, zumal ich auch dieser Arbeit die Anregung zur Behandlung des vorliegenden Themas verdanke.

WEBER hat durch seine Untersuchungen an einer Reihe von Embryonen eine genaue, bis ins einzelne gehende Beschreibung von der Entwicklung des Integuments der *Manidae* geliefert, mit welcher meine Resultate bezüglich der Entwicklung der Haut der *Dasypodidae* vollkommen übereinstimmen. Die Schuppen von *Manis* und *Dasypus* sind Hornbildungen der Epidermis, die sich auf abgeflachten, das Niveau der Haut überragenden Papillen der Cutis bilden. In der Entwicklung sowie in der histologischen Struktur derselben ist kein Unterschied vorhanden. Bei beiden besteht die Epidermis in ihrer tiefsten Lage aus schönen Cylinderzellen mit länglichen Kernen, deren Längsachse senkrecht zur Oberfläche des Körpers steht. Darüber lagern Zellen von kubischer oder undeutlich polygonaler Gestalt mit runden Kernen. Allmählich gehen diese in abgeflachte Zellen mit immer undeutlicher werdenden Kernen über, denen sich nach außen dünne, verhornte Plättchen ohne jegliche Spur von Kernen anschließen. Diese Verhornung tritt bei beiden Tieren gemeinsam in der Mitte der Papille auf und dehnt sich dann allmählich nach beiden Seiten hin aus. Die Schuppen legen sich also bei *Manis* und *Dasypus* in gleicher Weise an. In der späteren Entwicklung tritt dann aber ein erheblicher Unterschied ein, indem bei *Manis* die Schuppen bedeutend länger und breiter werden und an drei Seiten zum weitaus größeren Teil völlig frei bleiben. Bei *Dasypus* aber stoßen die Schuppen mit ihren Seiten hart aneinander, so daß nur der hintere Rand frei bleibt. Dieser Unterschied ist zurückzuführen auf die Verschiedenartigkeit der Cutispapillen. Letztere sind nämlich bei *Manis* von vornherein länger und überragen die nächst-



folgenden um ein bedeutendes Stück, während diejenigen des *Dasypus* an Länge zurückstehen und nur mit der äußersten Spitze sich über die nächstfolgenden dachziegelartig herüberlegen. Sodann bleibt bei *Manis* die ursprüngliche Form der Papille zeit lebens erhalten; bei *Dasypus* dagegen lagern sich die Papillen fest aneinander und verschmelzen beim Eintritt der Verknöcherung mit den benachbarten zu einem einheitlichen Gürtel, der dann gewissermaßen eine einzige den Körper halbkreisförmig umgebende Papille darstellt. Es ist dies aber nur ein geringer Unterschied, der sich biologisch leicht erklären läßt und auf den verschiedenen Grad der Anpassung zurückzuführen ist. Beide Tiere waren ursprünglich mit einem Schuppenkleid bedeckt, das einem gemeinschaftlichen Boden entstammt, wie noch heute die gleichartige Anlage desselben zeigt. Dann aber haben sich die Schuppen in spezifischer Weise fortgebildet: bei *Manis* blieb die Schuppen natur mehr oder weniger in ihrer ursprünglichen Form erhalten, bei *Dasypus* dagegen genügte für die angenommene unterirdische, grabende Lebensweise ein einfaches Schuppenkleid nicht mehr, es trat eine sekundäre Verknöcherung der Cutis ein, die zur Ausbildung eines festen Hautpanzers führte. Dieser Neugestaltung mußte sich natürlich auch die Schuppe fügen und eine entsprechende Form annehmen. Trotzdem aber sind beide Schuppen homologe Gebilde, deren morphologische Bedeutung bereits oben (S. 535) ausführlich besprochen wurde.

Als erheblicherer Unterschied in dem Integument des *Manis* und *Dasypus* sind die Haare zu erwähnen. In der Jugend stehen bei *Manis* ebenfalls am Außenrande jeder Schuppe ein bis vier Borsten, die aber im späteren Leben ebenso wie bei *Dasypus* abgerieben werden und verschwinden. Jedoch ist die Entwicklung derselben eine auffallend späte. WEBER fand dieselben bei einem Embryo von 30 cm Länge nur erst in Gestalt eines in die Lederhaut eindringenden Epithelzapfens. Sodann fehlen allen Haaren mit Ausnahme der Tast- und Analhaare die Talgdrüsen. WEBER schließt aus diesen beiden Erscheinungen, „daß das ganze Haarkleid der *Manidae*, das wohl stets ein dürftiges gewesen sei, eine Rückbildung erlitten habe“. Die Rückbildung des Haarkleides ist jedenfalls eingetreten und zeigt sich zunächst darin, daß die Talgdrüsen nicht mehr zur Entwicklung kamen, und in dem späten Auftreten der Haare. Jedoch ist nicht einzusehen, weshalb das Haarkleid der *Manidae* stets ein dürftiges gewesen sein soll. Bei *Dasypus* sind nicht nur am hinteren Rande

der Schuppe wie bei *Manis*, sondern auch noch zwischen den Schuppen zahlreiche Haare vorhanden oder werden wenigstens angelegt. Es ist nun wahrscheinlich, daß auch bei den *Manidae*, die wir uns doch wohl ebenso wie die *Dasypodidae* aus Säugetieren mit echtem Haarkleid entstanden denken müssen, in früherer Zeit, als sich die Schuppenbedeckung beider Tiere noch nicht in so spezifischer Weise fortentwickelt hatte, zwischen den Schuppen zahlreiche Haare gestanden haben. Die Entstehung der für die kleinen Schuppentiere auffallend großen Schuppen kann man sich wohl erklären aus einer Verschmelzung mehrerer kleiner Schuppen, ebenso wie bei den *Dasypodidae* sämtliche Schuppen zu einem großen Gürtel verschmelzen. Mit der Verschmelzung jedoch mußte eine Rückbildung der Haare Hand in Hand gehen, denn unter den großen und dicken Schuppen konnten die Haare nicht mehr zum Durchbruch gelangen; sie werden sich noch eine Zeitlang angelegt haben, sind dann aber mehr und mehr rückgebildet worden und allmählich gänzlich verschwunden, so daß sie heute nur noch am hinteren freien Rande der Schuppe zum Vorschein kommen. Bei *Dasypus* konnten sich die Haare zwischen den Schuppen noch so lange erhalten, weil hier die Schuppen mit ihren Seiten nur aneinander stoßen, aber nicht übereinander liegen. Bei *Manis* jedoch greift eine jede Schuppe mit ihren beiden Seiten weit über die benachbarte. Die Haare hätten also hier, wenn sie noch an die Oberfläche gelangen wollten, eine Krümmung machen müssen und würden dann eine seitliche Richtung eingenommen haben. Mit der Entwicklung der großen Schuppen, die sich dachziegelartig übereinander legen, wurde somit dem Haarkleid der *Manidae* die Entwicklungsmöglichkeit abgeschnitten. Die Borsten unter dem hinteren Rande der Schuppen dagegen konnten sich trotzdem noch weiter entwickeln; denn da ihre Richtung und Stellung mit der der Schuppen übereinstimmte, wurden sie von denselben wenig in ihrer Entwicklung gestört. Immerhin ist aber auch hier, da sie ja doch bei dem viel besser schützenden Schuppenkleid überflüssig geworden sind, eine allmähliche Rückbildung eingetreten, die sich vor allem in dem Schwund der Talgdrüsen zeigt. Daß sich dieselben immer noch anlegen, obwohl sie völlig zwecklos sind und für den Wärmeschutz sicherlich nicht mehr in Betracht kommen können, ist eben nur auf eine „konservative“ Eigenschaft der Haut zurückzuführen. Ein ähnliches Beispiel dazu liefern die Wale. Bei diesen Riesensäugern finden sich noch einzelne dicke Borsten, die etwa fußweit auseinander stehen und für den Wärmeschutz keine

Bedeutung mehr haben; denn derselbe ist von einer für die Wassertiere viel praktischeren Fettschicht übernommen worden.

Wir sind somit zu dem bereits mehrfach erwähnten Resultat gelangt, daß die schuppenartigen Bedeckungen der Manidae und Dasypodidae homologe Gebilde und insofern den Schuppen der Reptilien zu vergleichen sind, als sie sich ebenso wie diese auf mächtigen papillenartigen Erhebungen der Lederhaut anlegen. Sie sind jedoch nicht so, wie sie vor uns liegen, als etwas von den Reptilien Ererbtes anzusehen, sondern nur das Vermögen der Haut der Edentaten, solche Schuppen zu bilden, ist das von den Reptilien Ererbte. Beide Gruppen aber, Manis und Dasypus, sind von echten Haartieren abzuleiten und ihre jetzige schuppenartige Körperbedeckung ist als eine sekundäre Neuerwerbung aufzufassen, die durch Anpassung an die ähnliche, grabende Lebensweise entstanden ist und sich bei beiden Tieren in spezifischer Weise fortgebildet hat.

Hierin bin ich anderer Ansicht wie WEBER, welcher die Schuppen der Manidae sowie einiger anderer Säugetiere, z. B. am Schwanz von Anomaluris, Myrmecophaga, Castor, Mus musculus und decumanus, „als Reste einer Hautbedeckung“ auffaßt, „die wir noch in voller Entwicklung bei den Reptilien, als für diese Tiere charakteristisch, antreffen“. Ich kann dieser Auffassung nicht beistimmen, denn meines Erachtens sind auch dies sekundäre Anpassungserscheinungen, die von echten Haartieren erworben wurden, weil ihnen dieselben für ihre Lebensweise, z. B. für den Schwanz als Greif- und Stützorgan, vorteilhafter waren als die weniger feste Haarbekleidung. Für die Schuppen am Schwanz des Anomalurus scheint WEBER einer ähnlichen Erklärung nicht abhold gewesen zu sein, wenn er die Schuppenbildung am Schwanz dieses Tieres, der zum Klettern als ausgiebigste Stütze gebraucht wird, als besonders zweckmäßige Einrichtung hinstellt. Er hält es aber für unwahrscheinlich, daß dieselben sich ganz neu und ohne ererbte Basis entwickelt haben. Die ererbte Basis ist aber doch in dem wunderbaren Differenzierungsvermögen der Haut, das ja in allen Tiergruppen zu finden ist, gegeben.

Die anderen von WEBER angeführten Schuppen (Castor, Mus musculus u. s. w.) möchte ich auf denselben Grund zurückführen, muß mich aber einer eingehenden Besprechung enthalten, da ich dieselben nicht selbst untersucht habe.

Immerhin aber berechtigen diese schuppenartigen Bedeckungen in der Reihe der Säugetiere, die sich infolge eines von den Reptilien her ererbten Vermögens der Haut entwickeln, also gewissermaßen als ein Rückschlag aufzufassen sind, zu dem Schluß, daß eine derartige Bedeckung früher allgemein gewesen ist und den ganzen Körper, wenigstens die dorsalen Teile desselben, bedeckt hat. Hiermit im Einklang steht ja auch die Ableitung der Säugetiere von Reptilien-ähnlichen Vorfahren. Nur darf man dabei nicht vergessen, daß wir hier nicht die Schuppen in ihrer ursprünglichen Form vor uns haben, sondern eine sekundäre Schuppe, die sich an echten Haartieren, denn das beweisen die embryonalen Haare von *Manis* und *Dasypus*, von neuem entwickelt hat und auf eine Anpassung der Haut an die Lebensweise zurückzuführen ist.

## V. Phylogenetischer Teil.

Nachdem ich im Vorhergehenden, auf Grund eigener Untersuchungen, über die Entwicklung des Integuments der Gürteltiere an einer Reihe von Embryonen, eine kritische Beleuchtung der früheren Arbeiten, sowie der darauf gegründeten Schlüsse gegeben habe, ist es wohl angängig, einige Betrachtungen über die phylogenetische Bedeutung des Panzers, sowie über die individuelle Verschiedenheit desselben innerhalb des Genus *Dasypus* anzuknüpfen.

### 1. Verwandtschaft zwischen *Manis* und *Dasypus*.

Auf die Verwandtschaft von *Manis* und *Dasypus* wurde bereits mehrfach hingedeutet. Wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, stammen beide von echten, typischen Haartieren ab, die infolge einer neu angenommenen Lebensweise eine neue Körperbedeckung erworben haben. Ursprünglich wird sie aus einfachen kleinen Schuppen bestanden haben, aus denen divergent, infolge der etwas abweichenden Lebensweise und des mannigfachen Differenzierungsvermögens der Haut, die jetzige verschiedenartige Bedeckung der Schuppen- und Gürteltiere hervorgegangen ist. Beide entstammen also gemeinsamem Boden, haben sich aber dann in spezifischer Weise fortentwickelt.

Wir hätten also in den Manidae und Dasypodidae Tiere zu erblicken, die sekundär ein den Reptilien nahestehendes Schuppenkleid erworben haben.

Ein ähnliches Verhalten zeigen die Wale. Denn seitdem KÜKENTHAL (23) bei den Zahnwalen Reste von Hautplatten aufgefunden, auf die Bedeutung derselben als Hautpanzer hingewiesen und aus den an der Oberlippe vorkommenden Embryonalhaaren auf das gleichzeitige Vorhandensein eines früheren Haarkleides geschlossen hatte, unterliegt es keinem Zweifel mehr, daß auch die Wale von panzertragenden Vorfahren abzuleiten sind, die als echte Haartiere den Panzer sekundär erworben haben, um ihn dann später wieder zu verlieren.

Wenn nun auch die Schuppentiere durch das spärliche und embryonal sehr spät sich entwickelnde Haarkleid weiter von den Vorfahren entfernt zu sein scheinen, als die Gürteltiere, so sind sie doch nicht unbedingt als wesentlich älter anzusehen. Denn wie ich im vorhergehenden Teil bereits ausführlich dargelegt habe, mußte bei den Schuppentieren durch die eigentümliche, dachziegelartige Lage der Schuppen sehr bald das Haarkleid einer vollständigen Rückbildung unterliegen, während bei den Gürteltieren die Haare nur auf die Begrenzungslinien der aneinanderstoßenden Schuppen beschränkt wurden und hier immer noch zum Durchbruch gelangen können.

Bei den Schuppentieren bildeten sich die Schuppen in spezifischer Weise weiter und wurden durch Verschmelzung größer und stärker. Den Gürteltieren aber konnte ein einfaches Schuppenkleid bei der angenommenen unterirdischen Lebensweise nicht genügend Schutz gewähren. Denn durch die ständige Berührung mit den harten Gegenständen hatte der Körper einen größeren Druck zu ertragen und es bedurfte einer festen Bedeckung, welche diesem Druck widerstehen und von den inneren Organen Verletzungen fernhalten konnte. Eine solche Stütze wurde geschaffen durch eine Verknöcherung der Cutis, wie sie ja für manche Tiere, namentlich für die Reptilien, charakteristisch ist. Diese Verknöcherung trat zunächst an vielen Stellen vereinzelt auf und führte dann durch Verschmelzung der einzelnen Bezirke an Schulter und Hüfte zu einem einheitlichen Panzer, auf dem Rücken aber und an den Seiten des Körpers, wo eine freie Beweglichkeit nicht gehindert werden durfte, zu gegeneinander beweglichen Gürteln. Der Panzer entstand also durch eine sekundäre Verknöcherung der Cutis, ist so-

mit eine Neuerwerbung durch Anpassung an das umgebende Medium.

## 2. Anpassungserscheinungen im Skelett der Gürteltiere.

Die grabende Lebensweise, auf welche die gewaltige Umänderung in der Körperbedeckung zurückzuführen ist, konnte natürlich nach dem Gesetz von der Korrelation der Organe auch auf die übrigen Skeletteile nicht ohne Einfluß bleiben. Der schwere Panzer erforderte eine geeignete Stütze und dementsprechend sind die Rippen der Gürteltiere erheblich stärker und breiter geworden, so daß sie sich fast gegenseitig berühren. Die vorderste Sternalrippe ist mit der entsprechenden Vertebralrippe zu einem einheitlichen, breiten Knochenstück verschmolzen. Auch die übrigen Sternalrippen sind fest verknöchert und artikulieren mit den Vertebralrippen und dem bedeutend verstärkten Brustbein. Die Abänderung hat besonders diejenigen Organe betroffen, die von der grabenden Lebensweise in erster Linie in Anspruch genommen wurden, die Extremitäten. Humerus und Ulna, sowie Femur und Tibia weisen große Stärke auf und sind mit scharfen Vorsprüngen und Kanten zum Ansatz der kräftigen Grabmuskeln reichlich versehen. In der Fossa subscapularis hat sich eine sekundäre Crista gebildet. Die Füße sind in der trefflichsten Weise an die Grabfunktion angepaßt.

Wie bekannt besitzen die Gürteltiere eine große Geschicklichkeit, sich in wenigen Minuten selbst in die festeste Erde einzugraben; ein festgetretener Weg ist ihnen kein Hindernis. Dazu bedarf es natürlich recht scharfer und starker Zehen, und diese sind vorne wie hinten vorhanden. Die Vorderfüße, welche in erster Linie die feste Erde aufzuscharren haben, sind besonders kräftig und lang, trotzdem aber schmal und spitz. Der fünfte Finger ist vollständig verloren gegangen, der erste und vierte Finger sind kurz und dünn, der zweite und dritte dagegen um so kräftiger. Beide sind mit breiten Krallen versehen, namentlich der dritte Finger, dessen gekrümmte Nagelphalanx so lang ist, wie die beiden anderen Phalangen zusammen.

An den hinteren Extremitäten, denen die Aufgabe zufällt, die von den vorderen Extremitäten gelockerten Erdmassen nach rückwärts fortzuscharren, sind besonders drei Zehen stark und stehen weit auseinander, um eine möglichst breite Schaufel herzustellen. Die erste und fünfte Zehe sind auch hier bedeutend reduziert.



Wir sehen also somit, welchen gewaltigen Einfluß die grabende Lebensweise auf das ganze Skelett der Gürteltiere ausgeübt hat.

### 3. Individuelle Verschiedenheiten des Panzers bei *Dasypus novemcinctus*, *villosus* und *setosus*.

Wir hatten unseren bisherigen Betrachtungen hauptsächlich *Das. novemcinctus*, an dessen Embryonen ja auch in erster Linie die Untersuchungen über die Entwicklung des Panzers angestellt wurden, zu Grunde gelegt. Wir hatten an demselben die gewaltige, auf die grabende Lebensweise zurückzuführende Umänderung im Skelett verfolgt und hatten bereits auf die nahe Verwandtschaft mit den Schuppentieren trotz der verschiedenartigen Bedeckungen hingewiesen. Beide Gruppen sind als Zweige einer gemeinsamen Stammform anzusehen.

Es bleibt uns nun noch übrig, unter den verschiedenen Vertretern des Genus *Dasypus* eine Umschau zu halten und die Verschiedenheiten in der Bedeckung der einzelnen Species durch phylogenetische Verknüpfungen zu überbrücken. Hierbei kommen vor allem drei Vertreter des Genus *Dasypus* in Betracht und zwar *Das. villosus* Desm., *Das. setosus* Pr. v. Wied und *Das. novemcinctus* L. Die übrigen Species schließen sich eng an diese drei Formen an. Bezüglich derselben läßt sich die Frage aufstellen, ob sich die verschiedenen lebenden Gürteltiere bereits alle gleichweit von der ursprünglichen Stammform entfernt haben, oder ob sich unter denselben noch Formen finden, welche mehr oder weniger zu der gemeinsamen Stammform überleiten. In dem dritten Teil meiner Arbeit hatte ich bereits auf den erheblichen Unterschied in dem Panzer des *Das. novemcinctus* und *villosus* hingewiesen. Bei einem Embryo des letzteren von 13 cm Länge war es noch nicht zur Bildung eigentlicher Hornschuppen gekommen; Haupt- und Furchungsschuppen waren als solche noch nicht erkennbar und die vier bis fünf, die letztere zusammensetzenden Schüppchen durch Furchen scharf voneinander getrennt (Fig. 18 und 19). Zwischen je zwei derselben und zwar dort, wo dieselben an die Hauptschuppe stoßen, fanden sich wohlentwickelte Haare, die schon fast allgemein (Fig. 15) zum Durchbruch gelangt waren, wenn sie auch hinter den unter dem hinteren Rande der Schuppe stehenden Haaren an Länge zurückstanden. Die Verknöcherung der Cutispapille aber hatte noch nicht begonnen. Bei *Das. novemcinctus* dagegen waren in einem gleichalterigen Stadium die Horn-

schuppen, sowie Haupt- und Furchungsschuppen bereits vollständig ausgebildet (Fig. 17) und eine Zusammensetzung der letzteren aus mehreren kleinen Schüppchen nicht mehr erkennbar. Haare waren nur an dem hinteren Rande der Schuppen zum Durchbruch gekommen und die Verknöcherung bereits eingetreten. Da jedoch auf Schnitten durch die Gürtel desselben Embryos zwischen den Schuppen zahlreiche Haare standen und der Panzer eines erwachsenen *Das. novemcinctus* nach Entfernung der Hornschuppen auf der Begrenzungslinie der Haupt- und Furchungsschuppen an einigen Stellen, wenn auch nicht allgemein, noch feine Löcher aufwies, welche genau der Lage der Haarfollikel zwischen den die Furchungsschuppe zusammensetzenden Schüppchen des *Das. villosus* entsprechen, so ist man genötigt, auch die Schuppe des *Das. novemcinctus* auf eine Verschmelzung zahlreicher kleiner Schüppchen zurückzuführen. *Das. villosus* läßt uns somit die Entstehung der eigentümlichen Form der Hornschuppen des *Das. novemcinctus* verstehen und leitet, da es bei ihm noch nicht zur Rückbildung des Haarkleides gekommen ist, zu der Stammform, als einem echten Haartier, über. Diese größere Entfaltung des Haarkleides erhält sich bei *Das. villosus* zeitlebens. Im erwachsenen Zustand zeigt er am Panzer und an den Gürteln lange Borsten, während dieselben bei *Das. novemcinctus* nur in der ersten Jugend zu finden sind und später sehr bald abgerieben werden und verschwinden. Embryonal hat jedoch auch hier das Haarkleid noch dieselbe Entfaltung (Fig. 10 und 16); viele Haare erleiden aber bei der Verknöcherung der Cutis eine vollständige Rückbildung, und dementsprechend sind auch an dem Panzer des erwachsenen Tieres die einzelnen Knochenplättchen fest miteinander verschmolzen. Während *Dasypus villosus* auf einer tieferen Stufe der Entwicklung stehen geblieben ist, hat *Das. novemcinctus* durch Spezialisierung seines Integuments sich weiter von der Stammform entfernt und zeigt uns nur noch embryonal, was bei *Das. villosus* zeitlebens erhalten bleibt.

Mit der höheren Ausbildung der grabenden Lebensweise ging bei *Das. novemcinctus* auch eine Veränderung des Skelettes Hand in Hand. Das zeigt sich besonders in der Ausbildung der Extremitäten als Grabbeine. Auch hierin ist *Das. villosus* Übergangsform, denn der ursprüngliche fünfze<sup>h</sup> — der

Füße ist noch erhalten. Die vorderen Extremitäten sind plump und breit, und die einzelnen Zehen zeigen wenig Verschiedenheiten; nur die zweite Zehe übertrifft die anderen an Größe und Stärke. Von einer besonders kräftigen Entwicklung der Nägel, wie sie am *Das. novemcinctus* konstatiert wurde, ist keine Rede.

Der dritte Vertreter des Genus *Dasypus*, *Dasypus setosus*, unterscheidet sich von *Das. villosus* und *novemcinctus* sowohl durch seine Körpergröße, als auch durch die Größe und Mächtigkeit seiner Schuppen. Der Schulterpanzer setzt sich aus dicken, polygonalen Schuppen zusammen, während Gürtel und Hüftpanzer mit länglichen, 0,8 cm breiten und 1,2—1,8 cm langen Schuppen bedeckt sind. Ihre größte Länge erreichen sie auf der Mitte der vordersten Gürtel, um nach hinten zu allmählich kürzer zu werden, so daß auf dem Hüftpanzer ihre Längsachse die Breitenachse kaum übertrifft. In ihrer Form unterscheiden sie sich ebenfalls von denen des *Das. novemcinctus* und nähern sich mehr denen des *Das. villosus*, mit denen sie auch noch die Zusammensetzung aus einer größeren, mittleren Hauptschuppe und zahlreichen, diese umgebenden, kleinen Schüppchen gemeinsam haben. Sie alle bilden zusammen eine große Schuppe von der Gestalt eines Rechtecks. Die benachbarten Schuppen legen sich jedoch nicht fest aneinander, sondern sind durch einen schmalen, etwas hervortretenden Streifen runzeliger Haut voneinander getrennt. Der Zahl und Anordnung dieser kleinen Schuppen entspricht auch die Zahl und Anordnung der Knochenplättchen, jedoch sind sie miteinander zu einem größeren, der großen Schuppe entsprechenden Plättchen verschmolzen. An demselben kann man aber noch deutlich die Umgrenzungslinien der kleinen Plättchen erkennen. Ebenso wie zwischen den Schuppen ist auch zwischen den Knochenplättchen eine Schicht knorpeliger Masse eingefügt, welche eine geringe Bewegung der Gürtel zuläßt.

Über die Haare ist noch hinzuzufügen, daß bei *Das. setosus* unter dem hinteren Rande jeder Schuppe ein oder zwei steife Borsten von 1 bis 2 cm Länge hervorschaugen. Zwischen den Schuppen aber sind keine Haare vorhanden und zwischen den Knochenplättchen auch nichts mehr von ihrem früheren Standort zu sehen. Es ist also bei *Das. setosus*, bis auf wenige am hinteren Rande der Schuppe stehende Haare, eine vollständige Reduktion des Haarkleides eingetreten. Derselbe hat sich somit von der Stammform noch weiter entfernt als *Das. novemcinctus*. Wie weit embryonal die Entwicklung des Haar-

kleides geht, konnte ich nicht entscheiden, da mir von *Das. setosus* keine Embryonen zur Untersuchung vorlagen.

In den Extremitäten zeigt *Das. setosus* in sofern Übereinstimmung mit *Das. villosus* als sich der fünfzehige Typus auch bei ihm noch erhalten hat. Aber die Differenz in der Stärke und Größe der einzelnen Zehen ist erheblicher als bei *Das. villosus*, denn die drei mittelsten Zehen sind stark entwickelt und übertreffen die erste und fünfte ganz bedeutend. Diese Übereinstimmung mit *Das. villosus* in der Zahl der Zehen und der Form der Schuppen berechtigen zu einem Schluß auf phylogenetische Beziehungen zwischen *Das. villosus* und *setosus*. *Das. setosus* hat sich einerseits von *Das. villosus* abgezweigt, wie ich dies andererseits für *Das. novemcinctus* nachgewiesen habe. *Das. villosus* ist die phylogenetisch ältere Form, von der *Das. novemcinctus* sich bereits weiter entfernt hat, da es bei ihm zur Rückbildung einer Zehe gekommen ist.

Für die Verschiedenartigkeit in der Beschuppung des *Das. novemcinctus* und *setosus*, sowie für die Zusammensetzung der Gürtel aus Knochenplättchen verschiedener Gestalt möchte ich eine mechanische Erklärung in Anspruch nehmen.

Jeder Gürtel läßt sich mit einem Gewölbe vergleichen, das nach dem verschiedenen Grad seiner Krümmung auch eine verschiedene Bauart erforderte. Bei *Das. setosus* sind die Gürtel sehr flach und haben nur einen geringen Krümmungsradius; sie sind durch große Hautfalten voneinander getrennt und haben durchweg eine horizontale Lage. Die Gürtel des *Das. novemcinctus* verhalten sich wesentlich anders, denn ihre unteren Ränder sind erheblich genähert und übersteigen damit die Größe eines Halbkreises bei weitem. Zudem ist die Haut zwischen den einzelnen Gürteln in tiefe, unter dem oberen Rand der Gürtel liegende Falten geschlagen, die Gürtel sind dadurch nahe aneinander gerückt und schieben sich dachziegelartig übereinander, so daß jeder Gürtel von seinem vorderen bis hinteren Rande eine Steigung erfährt. Faßt man beide Ränder eines Gürtels als Teile eines Kreises auf, so hat der hintere einen größeren Radius und Umfang als der vordere und bedarf demnach zu seinem Bau auch einer größeren Menge Materials. Hierin ist meines Erachtens der Hauptgrund für die eigentümliche Form der Schuppen und Knochenplättchen am Gürtel des *Das. novemcinctus* zu suchen. Jeder Gürtel ist hier in sich verschmolzen und stellt ein einheitliches,

festes Gefüge dar. Wie man nun ein stark gekrümmtes Bogen-  
gewölbe nicht aus gleichmäßig viereckigen Backsteinen erbauen  
kann, sondern, um eine möglichst große Festigkeit zu erzielen,  
besondere, der jeweiligen Form angepaßte Steine dazu verwenden  
muß, so bedurfte es auch zum Aufbau der stark gekrümmten und  
festgefügtten Gürtel des *Das. novemcinctus* besonders geformter  
Knochenplättchen und Schuppen. Dieses Bedürfnis wurde erfüllt  
durch die dreieckige Form der Knochenplättchen, deren breite  
Seite am hinteren und höher liegendem Rande der Gürtel, welche  
eine größere Menge Materials erforderte, gelegen ist. Der am  
vorderen Rande zwischen den Spitzen der Knochenplättchen ent-  
standene kleinen Zwischenraum ist nach dem gleichen Prinzip  
mit umgekehrt liegenden, kleineren Plättchen ausgefüllt.

Diese der eigentümlichen Krümmung der Gürtel angepaßte  
Form der Bausteine — und das sind ja die Knochenplättchen —  
ermöglichte eine große Festigkeit des ganzen Gebäudes.

Bei *Das. setosus* ist die Konstruktion der Gürtel wesentlich  
anders; die Krümmung ist verhältnismäßig gering, und die Kno-  
chenplättchen eines Gürtels sind nicht miteinander verschmolzen.  
Dementsprechend ist auch die Bauart eine andere. Wie man nun  
zum Bau eines flachen Gewölbes mit geringer Krümmung gleich-  
mäßig geformte Steine verwenden kann und die durch die Krüm-  
mung bedingten, ungleichen Zwischenräume zwischen den Steinen  
durch eine mehr oder minder große Menge Mörtel ausgleicht, so  
sind auch die Gürtel des *Das. setosus* aus gleichmäßig viereckigen  
Knochenplättchen und Schuppen zusammengesetzt und die Zwi-  
schenräumen zwischen denselben durch eine Schicht knorpeliger  
Masse ausgefüllt. Es bleibt dadurch eine Beweglichkeit des ein-  
zelnen Gürtels erhalten, während sie bei *Das. novemcinctus*, wo  
die Form der Knochenplättchen der Krümmung der Gürtel be-  
sonders angepaßt ist, fest verschmolzen sind.

In der Form und der Anordnung der Schuppen zeigt *Das.*  
*setosus* große Übereinstimmung mit *Das. villosus*, mit dem er  
auch, wie oben bereits erwähnt, den fünfzehigen Typus der Ex-  
tremitäten gemeinsam hat. Wir sind somit berechtigt,  
*Das. villosus* als ältere, *Das. setosus* als phylo-  
genetisch jüngere Form anzusehen.

Jena, im Mai 1892.

---

## VI. Litteraturverzeichnis.

---

Die im Text hinter den Autorennamen angegebenen Zahlen beziehen sich auf die Nummern der betreffenden Arbeit im folgenden Verzeichnis.

1. RUDOLPHI, K. A., Über Hornbildungen. Abhandlungen der Königl. Akademie der Wissenschaften in Berlin aus den Jahren 1814—15, Berlin, 1818.
2. HEUSINGER, C. F., System der Histologie. I. Teil: Histographie, II. Teil: Bildungs- und Horngewebe. Eisenach, 1822 u. 23.
3. D'ALTON, E., Über fossile Panzerfragmente und die dazu gehörigen Knochenüberreste von Edentaten. Physikalische Abhandlungen, 1833.
4. RATHKE, H., Entwicklungsgeschichte der Natter (*Coluber natrix*). Königsberg, 1839.
5. VON RAPP, W., Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. Tübingen, 1843.
6. MEYER, H., Über den Bau der Haut des Gürteltieres. Archiv für Anatomie und Physiologie von JOH. MÜLLER, Berlin, 1848.
7. — — Über den Bau der Haut von *Dasypus* und der Stacheln von *Raja*. Mitteilungen der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Zürich, Bd. 1, 1849, Zürich.
8. SCHWENK, GUST., De formatione pennae. Dorpati Livonorum, 1848.
9. REISSNER, E., Beiträge zur Kenntnis der Haare des Menschen und der Säugetiere. Breslau, 1854.
10. LEYDIG, FR., Über die äußeren Bedeckungen der Säugetiere. MÜLLER'S Archiv für Anatomie und Physiologie von 1859, Leipzig, 1859.
11. WELCKER, H., Über die Entwicklung und den Bau der Haut und Haare bei *Bradypus*. Halle, 1864.
12. GÖTTE, A., Zur Morphologie der Haare. Archiv für mikr. Anatomie von MAX SCHULTZE, Bd. 4, Bonn 1848.
13. CARTIER, O., Vorläufige Mitteilungen über den feineren Bau der Epidermis bei den Reptilien. Verhandlungen der Physikal.-medizinischen Gesellschaft in Würzburg, Bd. 3, N. F., Würzburg, 1872.



14. CARTIER, O., Studien über den feineren Bau der Haut der Reptilien. Ebendasselbst, 1872.

15. — — Studien über den feineren Bau der Haut der Reptilien. Ebendasselbst, 1873.

16. STUDER, TH., Die Entwicklung der Federn. Inaugural-Dissertation, Bern, 1873.

17. LEYDIG, FR., Über die äußeren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. Archiv für mikroskop. Anatomie von M. SCHULTZE, Bd. 9, 1873.

18. — — Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Ebendasselbst, Bd. 12, 1876.

19. KERBERT, C., Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 13, 1877.

20. BATELLI, A., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Reptilienhaut. Ebendasselbst, Bd. 17, 1880.

21. VON JHERING, H., Über die Fortpflanzung der Gürteltiere. Sitzungsbericht der Königl. Akademie der Wissenschaften in Berlin, Bd. 48, 1885.

22. WEBER, M., Beiträge zur Anatomie [und Entwicklung des Genus Manis. Separat-Abdruck aus „Zoologische Erlebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien“, Leiden, 1891, E. F. Brill.

23. KÜKENTHAL, W., Über Reste eines Hautpanzers bei Zahnwalen. Anatomischer Anzeiger, 5. Jahrg., 1890, Nr. 8.

24. REINKE, F., Untersuchungen über die Horngebilde der Säugetierhaut. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 30, 1887.

25. KÜKENTHAL, W., Über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zoologische Jahrbücher von SPENGLER, Bd. 5, Abteilung für Systematik.

26. HAAKE, W., Über die Entstehung des Säugetiers. Biolog. Centralblatt, Bd. 8, Erlangen, 1889.

27. FLOWER, W. H., Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. Leipzig, 1888.

28. v. KÖLLIKER, A., Zur Entwicklungsgeschichte der äußeren Haut. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 2.

29. WALDEYER, W., Atlas der menschlichen und tierischen Haare. Lahr, 1884.

30. HERTWIG, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 3. Aufl., 1890.

---

## VII. Figurenerklärung.

---

### Tafel XXIV—XXV.

<i>e</i> = Epidermis,	<i>hp</i> = Haarpapille,
<i>c</i> = Cutis,	<i>sp</i> = Schuppe,
<i>h</i> = Haaranlage,	<i>k</i> = Verknöcherung.
<i>s</i> = Schweißdrüse,	

Fig. 1. Längsschnitt durch die Gürtel eines Embryos von *Das. novemcinctus* von 5 cm Länge. In den Papillen die Haaranlagen.

Fig. 2. Die Mitte desselben Schnittes, stärker vergrößert.

Fig. 3. Ein Stückchen desselben Schnittes bei sehr starker Vergrößerung, um die drei verschiedenen Lagen der Epidermis zu zeigen.

Fig. 4. Eine Haaranlage desselben Schnittes bei starker Vergrößerung.

Fig. 5. Querschnitt durch ein dem Schulterpanzer entnommenes Hautstückchen.

Fig. 6. Eine Haaranlage des Schulterpanzers stark vergrößert.

Fig. 7. Querschnitt durch die Haut des Schulterpanzers bei einem Embryo von 6 cm Länge. Haaranlagen mit den dazu gehörigen Schweißdrüsen.

Fig. 8. Eine Haar- und Schweißdrüsenanlage stark vergrößert.

Fig. 9. Die Anlage der großen Borste an der Spitze der Papille bei einem Embryo von 6 cm Länge.

Fig. 10. Dasselbe bei einem Embryo von 7 cm Länge.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Gürtel eines Embryos von *Das. novemcinctus* von 7 cm Länge. Haar- und Schweißdrüsenanlage.

Fig. 12. Längsschnitt durch die Gürtel eines Embryos von *Das. villosus* von 10 cm Länge.

Fig. 13. Querschnitt durch die Haut des Schulterpanzers desselben Embryos.

Fig. 14. Querschnitt durch die Haut des Schulterpanzers eines Embryos von *Das. novemc.* von 12 cm Länge.

Fig. 15. Längsschnitt durch die Gürtel eines Embryos von *Das. novemcinctus* von 12 cm Länge. Eintritt der Verknöcherung.

Fig. 16. Ein Stückchen desselben Stadiums stark vergrößert.

Fig. 17. Die Schuppen eines Embryos von *Das. novemc.* von 12 cm Länge. 2 mal vergrößert.

Fig. 18. Die Schuppen eines Embryos von *Das. villosus* von 12 cm Länge. 2mal vergrößert.

---

# **Plankton-Composition.**

## **Vorläufige Mittheilung**

**VON**

**Ernst Haeckel.**

**(Vorgetragen in der Sitzung der Medicinisch-naturwissenschaftl.  
Gesellschaft zu Jena am 25. November 1892.)**

---

Im Herbst 1891 erhielt ich durch die Güte des Herrn A. POPPE (in Vegesack bei Bremen) eine höchst werthvolle Sammlung von oceanischem Plankton. Dieselbe umfasst nicht weniger als 532 verschiedene Fänge, welche von Herrn Capitain J. HENDORFF (aus Bremen) auf dem Segelschiffe „Werner“ im Verlaufe von sechs Jahren (vom Mai 1883 bis August 1889) gesammelt wurden. Der grösste Theil der Sammlung, die mir Herr POPPE in liberalster Weise zur Untersuchung anvertraute, befand sich in vortrefflichem Zustande, so dass eine befriedigende qualitative und quantitative Analyse derselben innerhalb der mir erwünschten Grenzen durchzuführen war. Nach Ausscheidung einer Anzahl von Gläsern, welche entweder eine zu geringe Menge Plankton oder nur einzelne isolirte grössere pelagische Thiere enthielten, blieben 404 Gläser zur Analyse übrig. Davon kommen 210 auf den Atlantischen Ocean (128 auf die nördliche, 82 auf die südliche Hälfte), 182 auf den Indischen Ocean (38 auf die nördliche, 144 auf die südliche Hemisphäre) und 12 auf den südöstlichen Teil des Pacifischen Oceans.

Die Methode der Plankton-Analyse, welche ich bei Untersuchung dieses reichhaltigen Materials durchführte, bestand in der Schätzung der verschiedenen Bestandtheile nach Zehnthellen und Procenten des Volumens. Diese Methode ist nicht

„exact“ und erscheint zunächst vielleicht wenig zuverlässig. Wenn man aber — wie ich —, seit achtunddreissig Jahren mehrere Tausend von Plankton-Fängen untersucht hat, erlangt man durch Übung eine solche Fertigkeit in der Volum-Schätzung, dass die unvermeidlichen Fehler dieser „Wahrscheinlichkeits-Rechnung“ für den von mir verfolgten Zweck ihre Bedeutung verlieren. Dieser Zweck aber bestand für mich vor allem in der Entscheidung der schwebenden Frage, ob das Plankton im Ocean gleichmässig oder ungleichmässig vertheilt und zusammengesetzt ist. Nach meiner Überzeugung ist die Masse und Zusammensetzung des Plankton eine sehr variable und oscillante Grösse, abhängig von den Verschiedenheiten der localen, temporalen, klimatischen und correntischen Verhältnisse. Nach der Ansicht von VICTOR HENSEN hingegen und der von ihm geleiteten Kieler Schule ist die Vertheilung und Zusammensetzung des Plankton im Ocean höchst gleichmässig und beständig. Nun wenn Letzteres der Fall ist, hat die von HENSEN vorgeschlagene und durchgeführte Methode der „Individuen-Zählung“ (— die „oceanische Populations-Statistik“ —) einigen Werth; sie ist dagegen völlig verfehlt und werthlos (— ja sogar irreführend! —), wenn meine Ansicht richtig ist. Vergl. darüber meine „Plankton-Studien“ (1890).

Zur Entscheidung dieser wichtigen Hauptfragen ist die vergleichende Analyse einer sehr grossen Zahl von Plankton-Fängen aus den verschiedensten Theilen des Oceans, wie sie mir HENDORFF's Sammlung lieferte, von höchstem Werthe. Es genügt dabei zunächst vier Hauptformen des Plankton zu unterscheiden: monotonen, praevalentes, polymiktes und pantomiktes Plankton. In jeder dieser vier Hauptformen kann dann weiterhin eine Anzahl von Unterarten unterschieden werden, je nachdem die höchst mannichfaltige Zusammensetzung des Plankton durch die wechselnde Betheiligung der einzelnen pelagischen Thierformen und Formen-Gruppen abgeändert wird. Unter den 404 Plankton-Fängen der HENDORFF'schen Sammlung gehören 152 zum monotonen, 178 zum praevalenten, 53 zum polymikten und 21 zum pantomikten Plankton. (Vergl. die nachstehende Tabelle.)

**I. Monotones Plankton.** 152 Fänge. Der weitaus grösste Theil des Plankton — mindestens neun Zehntel des ganzen Volumen — ist aus Massen einer einzigen Form oder Formen-gruppe gebildet; das monotone Plankton ist uniform, wenn

nur eine einzige Species, pluriform, wenn mehrere Species die Masse zusammensetzen. Unter den 152 monotonen Plankton-Fängen finden sich 57 Fälle von Copepoden (36 uniform und 21 pluriform); 34 Crustaceen (verschiedener Ordnungen); 21 Radiolarien (meist pluriforme Polycyttarien); 9 Oscillatorien (meist uniform Trichodesmium), 8 Cnidarien (gewöhnlich mehr Siphonophoren als Medusen), 5 Schizopoden (uniform), 5 Diatomeen (pluriform), 4 Salpen (uniform), 3 Sagitten (uniform), 2 Astrolarven (verschiedene Formen von Echinodermen-Larven). Nur je einmal wurde das monotone Plankton von folgenden Formen gebildet: 1 Halosphaera (uniform), 1 Pteropoden (pluriform), 1 Copelaten (mehrere Arten von Appendicarien und Vexillarien), 1 Amphipoden (uniform). Beispiel (in Volumen-Procenten): Monotones Copepoden-Plankton (uniform) aus dem Nord-Atlantik: Copepoda (eine Calanus-Art) 92 Pct., Sagitta 4 Pct., Radiolaria 3 Pct., Mikroplankton 1 Pct. (Unter Mikroplankton verstehe ich jenen bunt gemischten pulverförmigen Rest [oder „Bodensatz“], der in den meisten Planktongläsern nach Entleerung der gröberen Massen übrig bleibt und aus sehr verschiedenartigen kleinen Organismen, hauptsächlich Protisten besteht [Diatomeen, Globigerinen, Tintinnoiden, pelagische Larven von Würmern und Echinodermen, Fischeier etc.]) Anderes Beispiel: Monotones Radiolarien-Plankton (pluriform) aus dem Indischen Ozean: Radiolarien 90 Pct. (Polycyttaria 71, Acantharia 12, Phaeodaria 7), Copepoda 4 Pct., Sagitta 3 Pct., Globigerina 2 Pct., Mikroplankton 1 Pct.

**II. Prävalentes Plankton.** 178 Fänge. Die grössere Hälfte des ganzen Volumen, mindestens die volle Hälfte (— aber weniger als neun Zehntel! —), ist aus Massen einer einzigen Form oder Formengruppe gebildet; auch beim prävalenten Plankton kann, wie beim monotonen, die uniforme Zusammensetzung (eine einzige Species der überwiegenden Gruppe) und die pluriforme (mehrere Species) unterschieden werden. Multiform nenne ich das prävalente Plankton dann, wenn mindestens 10 verschiedene Genera und 50 Species sich an der Composition betheiligen. Unter den 178 prävalenten Plankton-Fängen der Collection HENDORFF finden sich 53 Radiolarien (pluriform), 48 Crustaceen (sehr gemischt), 17 Sagitten (uniform), 12 Salpen (meist uniform), 12 Cnidarien (meist gemischt aus Siphonophoren, Medusen und Ctenophoren), 11 Oscillatorien (Trichodesmium, uni-



Tabelle über die generelle Plankton-

Hauptformen des Plankton (1—14 monoton, 15—31 prävalent)	Nord-Atlant. Ektropisch		Atlant. Ocean Tropisch		Süd-Atlant. Ektropisch	
	Östlich v. 30° W. L.	Westlich v. 30° W. L.	Östlich v. 30° W. L.	Westlich v. 30° W. L.	Östlich v. 30° W. L.	Westlich v. 30° W. L.
	W. L.	W. L.	W. L.	W. L.	W. L.	W. L.
1. Monot. Copepoda .	5	2	6	8	7	9
2. Monot. Crustacea .	5	1	10	1	—	1
3. Monot. Radiolaria .	2	1	3	1	—	1
4. Monot. Oscillatoria .	—	—	—	—	—	—
5. Monot. Cnidaria .	1	2	1	1	1	—
6. Monot. Schizopoda .	1	—	—	—	—	2
7. Monot. Diatomea .	—	—	—	—	—	—
8. Monot. Salpa . . .	1	1	—	—	—	1
9. Monot. Sagitta . .	—	—	—	—	—	—
10. Monot. Astrolarvae .	—	—	—	—	—	—
11—14. Monot. Diversa	1a <sup>1)</sup>	1b <sup>1)</sup>	1c <sup>1)</sup>	—	—	—
15. Präv. Radiolaria . .	4	4	5	7	1	1
16. Präv. Crustacea . .	6	1	14	4	4	2
17. Präv. Sagitta . . .	—	—	2	1	2	—
18. Präv. Salpa . . .	4	—	2	1	—	—
19. Präv. Cnidaria . .	2	1	3	2	—	—
20. Präv. Oscillatoria .	—	4	—	4	—	1
21. Präv. Copepoda . .	1	—	2	1	1	—
22. Präv. Siphonophorae	2	—	1	—	—	—
23. Präv. Diatomea . .	—	—	—	—	—	—
24—31. Präv. Diversa .	1e <sup>1)</sup>	—	1f, 1g <sup>1)</sup>	—	1h <sup>1)</sup>	1i, 1k <sup>1)</sup>
32. Polymiktes . . . .	6	2	8	4	2	1
33. Pantomiktes . . . .	—	2	5	4	1	1
Summa local.	42	22	65	39	20	22

1) a. Monotones Halosphaera-Pl. — b. Monotones Pteropoden-Pl. —  
Fisch-Pl. — f. Prävalentes Fisch-Eier-Pl. — g. Prävalentes Globigerinen-Pl. —  
k. Prävalentes Noctiluken-Pl. — m. Prävalentes Copelaten-Pl. — n. Prävalentes

## Composition der Collection Hendorff.

Indisch. Ocean Ektropisch		Indisch. Ocean Tropisch		Pacific. Ocean	Summa	Composition der prä- valenten Formenmasse aus einer Art (uniform) mehreren (pluriform) oder vielen Arten (multiform)	
Westlich v. 80° Ö. L.	Östlich v. 80° Ö. L.	Südlich v. Aeq.	Nördlich v. Aeq.	Südöstl. Teil			
9	3	3	4	1	57	Copepoda	meist uniform
5	1	5	4	1	34	Crustacea	pluriform
7	—	5	1	—	21	Radiolaria	pluriform
—	—	8	1	—	9	Oscillator.	meist uniform
—	—	2	—	—	8	Cnidaria	meist pluriform
1	1	—	—	—	5	Schizopoda	uniform
—	—	4	1	—	5	Diatomea	multiform
1	—	—	—	—	4	Salpa	uniform
1	—	1	—	1	3	Sagitta	uniform
—	—	2	—	—	2	Astrolarv.	pluriform
—	—	1d <sup>1)</sup>	—	—	4	Diversa	uniform
17	2	5	6	1	53	Radiolaria	pluriform
4	2	5	6	—	48	Crustacea	pluriform
7	1	1	2	1	17	Sagitta	meist uniform
4	—	—	—	1	12	Salpa	meist uniform
—	—	1	1	2	12	Cnidaria	meist multif.
—	—	2	—	—	11	Oscillator.	meist uniform
4	—	—	—	1	10	Copepoda	meist pluriform
1	1	—	—	—	5	Siphonoph.	pluriform
—	—	1	1	—	2	Diatomea	multiform
—	—	1m, 1n <sup>1)</sup>	—	—	8	Diversa	meist uniform
5	1	12	9	3	53	Diversa	multiform
—	1	5	2	—	21	Diversa	omniform
66	13	65	38	12	404		

c. Monotones Amphipoden-Pl. — d. Monotones Copelaten-Pl. — e. Prävalentes  
h. Prävalentes Schizopoden-Pl. i. Prävalentes Daphniden-Pl. (Evadne). —  
Astrolarven-Pl.

form), 10 Copepoden (meist pluriform), 5 Siphonophoren (meist Calyconecten), 2 Diatomeen (multiform). Nur je einmal wurde das prävalente Plankton aus folgenden 8 Gruppen gebildet: 1 junge Fische (uniform), 1 Fischeier, 1 Thalamophoren (meist Globigerinen), 1 Schizopoden (pluriform), 1 Daphniden (Evadne), 1 Noctiluken (uniform), 1 Copelaten (mehrere Appendicarien-Arten) und 1 Astrolarven (mehrere verschiedene Echinodermen-Larven). Beispiel: Prävalentes Salpen-Plankton aus dem Südatlantischen Ocean: Salpa (uniform) 83 Pct., Crustacea diversa 8 Pct., Sagitta 4 Pct., Radiolarien 3 Pct., Mikroplankton 2 Pct.

**III. Polymiktes Plankton.** 53 Fänge. Die Masse des Plankton ist aus vielen verschiedenen Formen oder Formengruppen dergestalt zusammengesetzt, dass keine einzige derselben die Hälfte des ganzen Volumen erreicht; höchstens kann eine einzelne Art oder Artengruppe bis zu 49 Procent betragen. Gewöhnlich ist das polymikte Plankton (im Durchschnitt!) multiform, und so zusammengesetzt, dass die grössten Procent-Sätze (20—49) verschiedene Crustaceen bilden, und unter diesen überwiegend die Copepoden. Darauf folgen meistens die Sagitten (15—30 Procent), dann die Salpen (10—40 Procent), die Radiolarien (5—45 Procent) und die Cnidarien (5—49 Procent); in geringeren Quantitäten betheiligen sich meistens an der Composition die übrigen, oben angeführten Gruppen. Selbstverständlich ist die Zusammensetzung des polymikten Plankton höchst mannichfaltig, um so verschiedenartiger, je mehr verschiedene Arten, Gattungen und Familien daran Theil nehmen. Beispiel: Polymiktes Radiolarien - Plankton aus dem Süd-Indischen Ocean: Radiolaria diversa (multiform) 42 Pct., Crustaceen (pluriform) 25 Pct., Siphonophoren 17 Pct., Pteropoden 6 Pct., Sagitta 5 Pct., Oscillatoria 4 Pct., Mikroplankton 1 Pct.

**IV. Pantomiktes Plankton.** 21 Fänge. Die Masse des Plankton ist aus sehr zahlreichen verschiedenen Arten, Familien und Classen äusserst bunt zusammengesetzt, dergestalt, dass selbst eine kleine Probe desselben gewissermaassen ein Miniatur-Bild der generellen Plankton-Composition überhaupt darstellt; alle oder doch die meisten darin überhaupt vorkommenden Formen-Gruppen sind durch eine oder mehrere Arten vertreten; keine überwiegt an Volumen die anderen bedeutend. Gewöhnlich er-

reichen selbst die dominirenden Formen-Gruppen im pantomikten (oder omniformen) Plankton nur ein oder zwei Zehntheile. Ich trenne diese besondere Hauptform des pantomikten (omniformen) vom polymikten (multiformen) Plankton ab, weil sie eine höchst charakteristische und interessante Composition bildet; sie findet sich nur in den wärmeren Meeren, meistens in der Tropen-Zone. Es gehören hierher jene wunderbaren und äusserst formenreichen Plankton-Modificationen, welche ich in meinem Challenger-Report 1887 als „Mira-Präparate“ bezeichnet hatte. Beispiel: Pantomiktes Plankton aus dem äquatorialen Atlantik: Crustacea (vieler verschiedener Gattungen und Arten) 19 Pct., Sagitta 17 Pct., Radiolaria (multiform) 16 Pct., Salpa 14 Pct., Siphonophora 12 Pct., Medusae 8 Pct., Alciope 5 Pct., Globigerina 4 Pct., Fischeier 3 Pct., Mikroplankton 2 Pct.

Die Vertheilung der 33 verschiedenen, vorstehend aufgeführten Hauptformen des Plankton, wie sie in den 404 Fängen der HENDORFF'schen Sammlung vorliegen, erläutert die vorhergehende Tabelle. Die eingehende Beschreibung derselben und die Angabe ihrer besonderen Zusammensetzung nach Volumen-Procen ten der einzelnen Formen behalte ich einer grösseren Arbeit vor. In dieser werde ich zugleich die Einwände widerlegen, welche im Laufe der beiden letzten Jahre von HENSEN und seiner Kieler Schule gegen meine Plankton-Studien (1890) erhoben worden sind. Die planktologischen That s a c h e n, welche sich aus dem vergleichenden Studium der reichen HENDORFF'schen Sammlung ergeben, liefern eine glänzende Bestätigung meiner Ansichten, und eine volle Widerlegung der HENSEN'schen Theorien.

Die Tabellen, in denen ich die höchst mannichfaltige Zusammensetzung der 404 Plankton-Fänge von HENDORFF ziffernmässig darthun werde, dürften an sich schon für die Entscheidung der schwebenden Plankton-Fragen einen sehr hohen empirischen Werth besitzen. Sie gewinnen aber noch dadurch eine besondere Bedeutung, dass Herr Capitän HENDORFF über seine 532 Plankton-Züge ein sehr sorgfältiges und vollständiges Journal geführt hat. In diesem ausgezeichneten planktologischen Journale ist bei jedem einzelnen Fange nicht allein Zeit und Ort genau angegeben (Datum und Tageszeit, geographische Länge und Breite), sondern auch die Temperatur von Wasser und Luft, die Beschaffenheit des Meeres und des Wetters, sowie die besonderen Erscheinungen, welche diesem ausgezeichneten und gewissenhaften Beobachter dabei auffielen.

Wenn ich hier schon Herrn Captain HENDORFF für diese seine wissenschaftlichen Verdienste meinen aufrichtigen Dank abstatte, so muss ich denselben nicht minder Herrn A. POPPE entrichten, dem Besitzer dieser höchst werthvollen Pl.-Sammlung. Indem mir derselbe ihre volle Benutzung in liberalster Weise gestattete, lieferte er mir die erwünschten Mittel zur Förderung und partiellen Lösung jener grossen planktologischen Probleme, welche seit 38 Jahren einen Lieblingszweig meiner biologischen Studien bilden, den Grundlagen meiner vor zwei Jahren veröffentlichten „Plankton-Studien“.

---







1

2

3

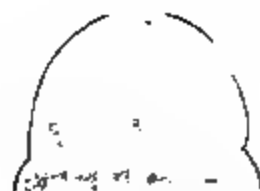
5



6.



18

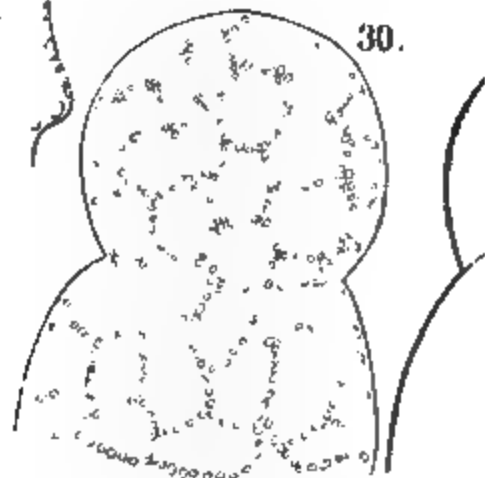
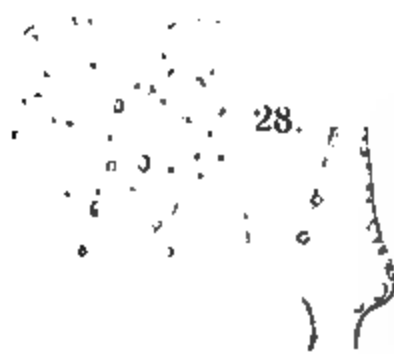
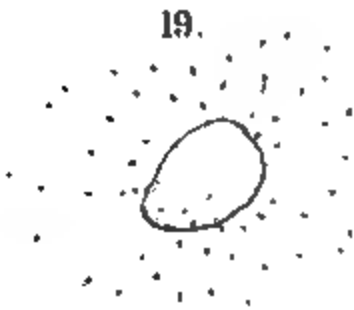
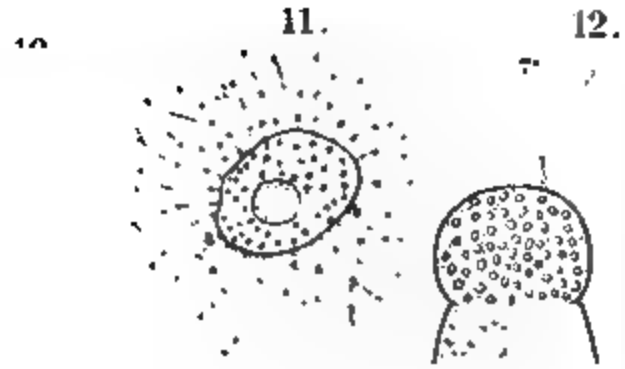
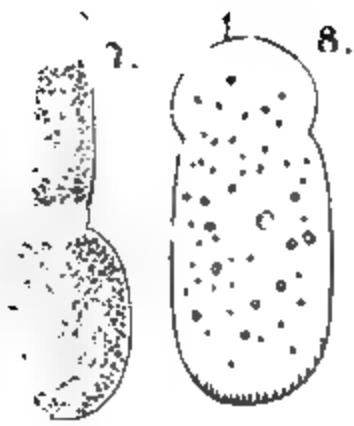


21.

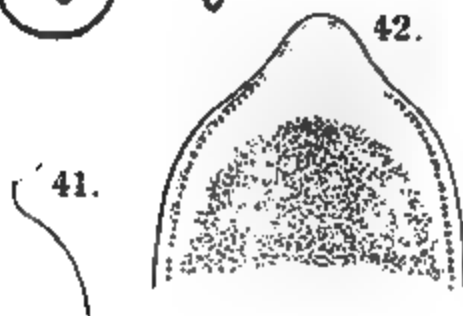
5



31



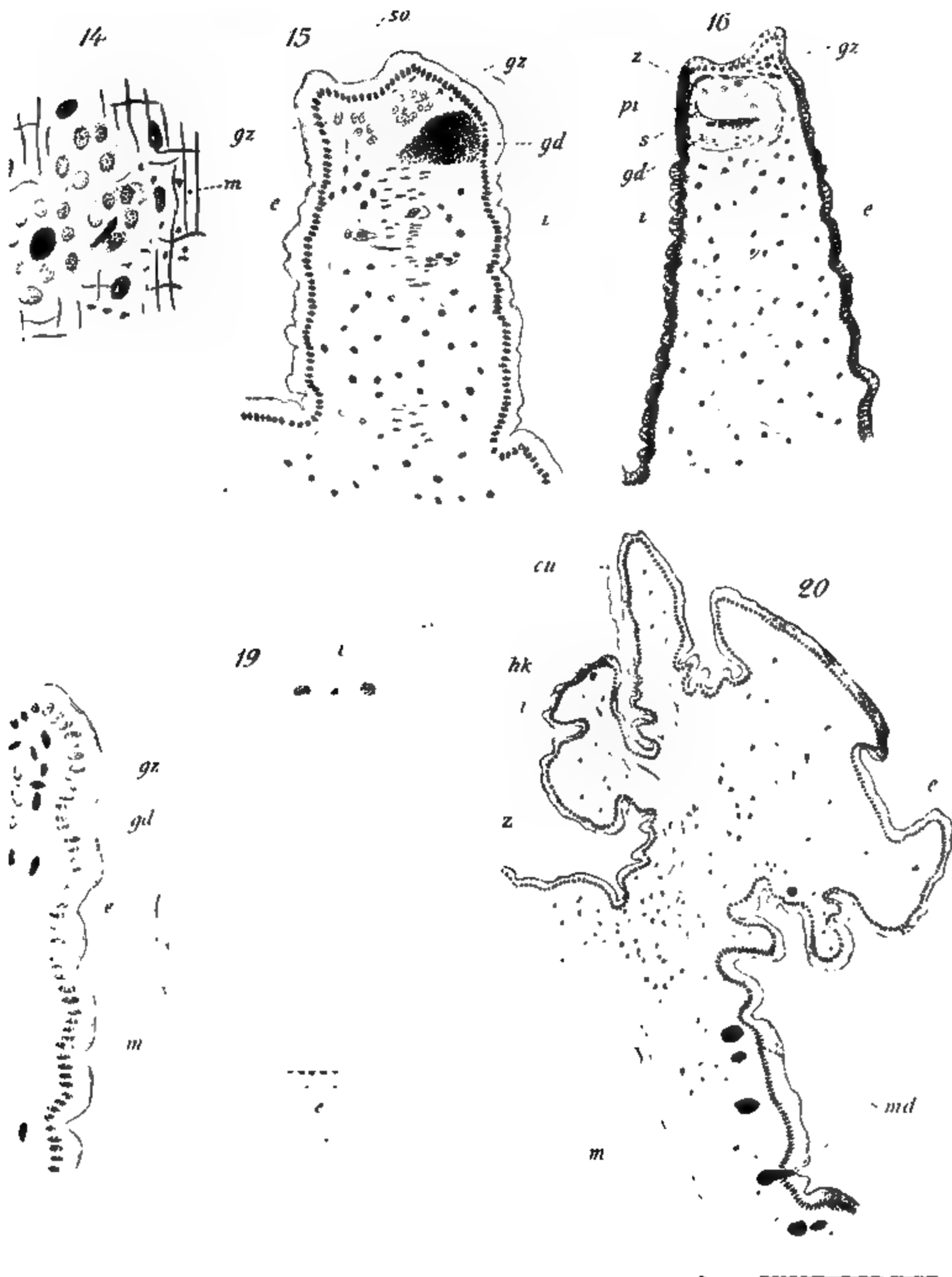
33

















23

md

md

21

qd

l.

m

e

be

m

22

m

l

n..

zd

. zd

23.



24

l



27

md di



pu

26

so

d

d

t

pu

qd

pr

29

t

md

28

md

di

qd

e

a



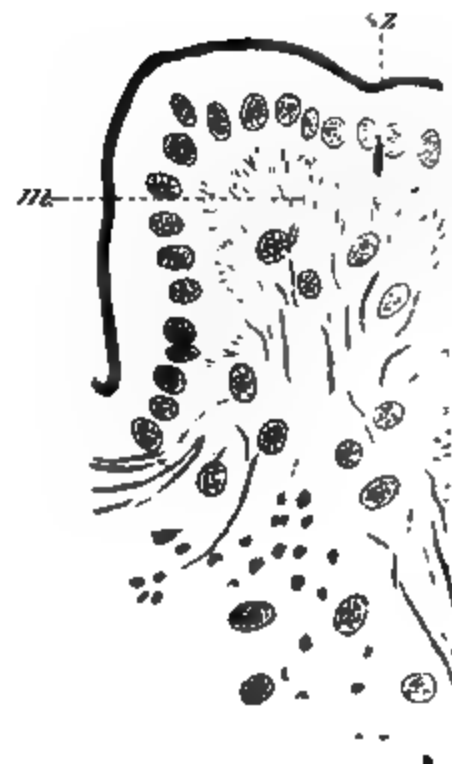
m

m

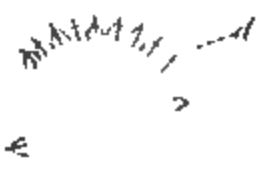
30.

gd---

k---



32.



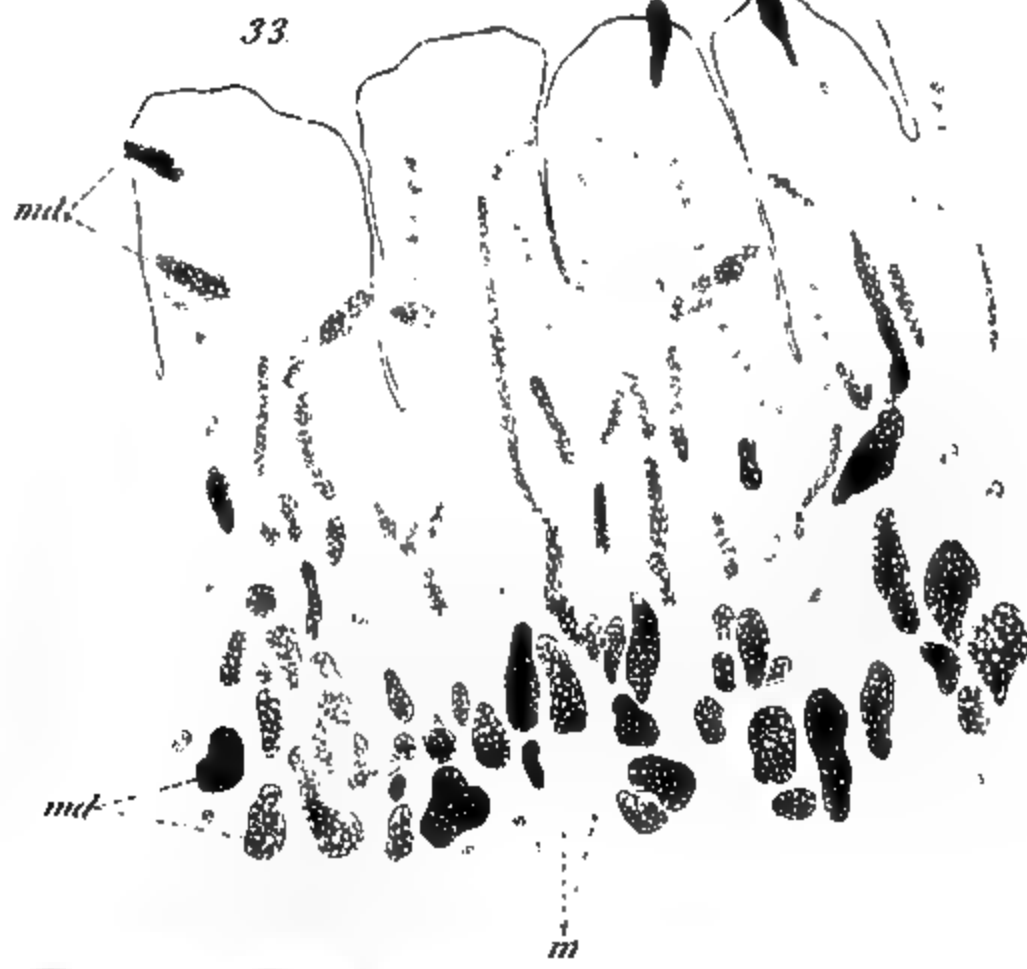
z

z

z

37.

35



33.

1/2

m

x

x

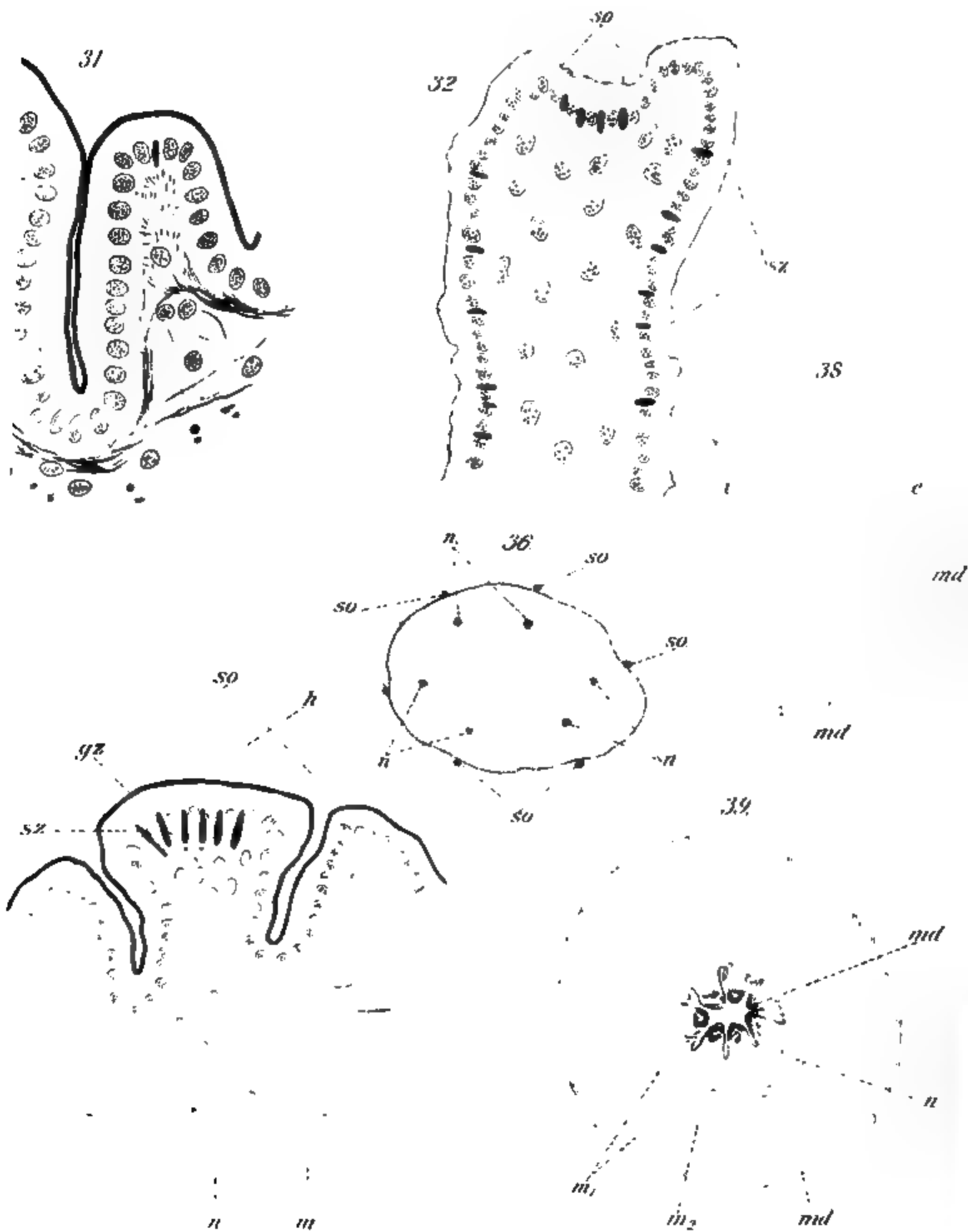
mit

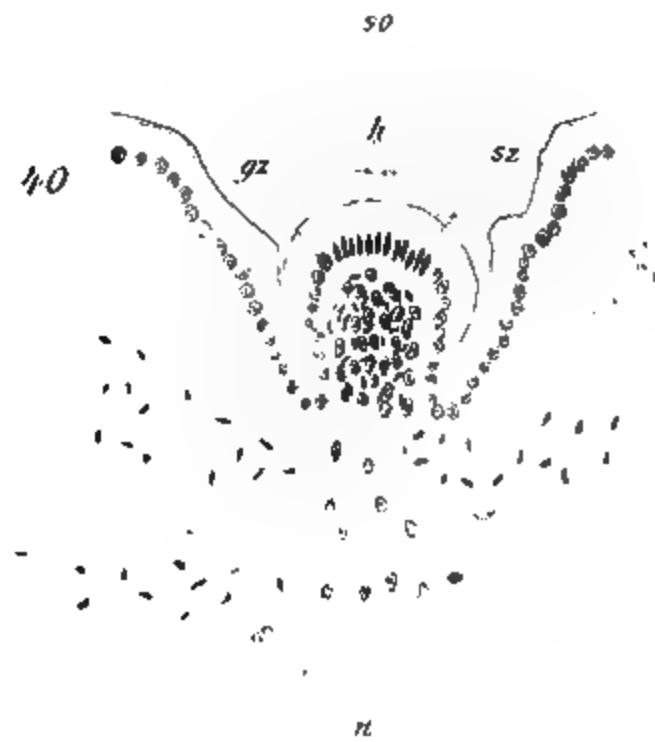
mit

m

Fig. 1.

Fig. 2.

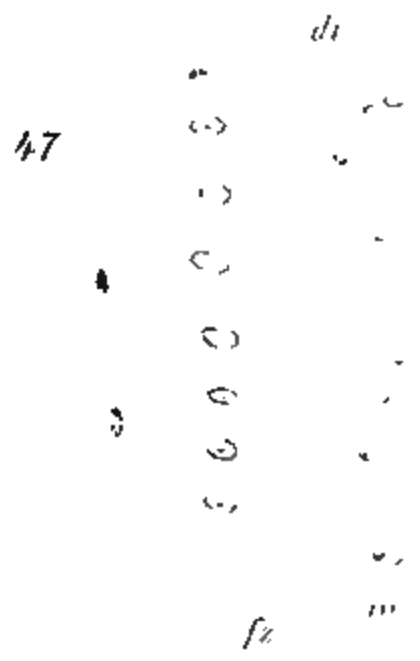
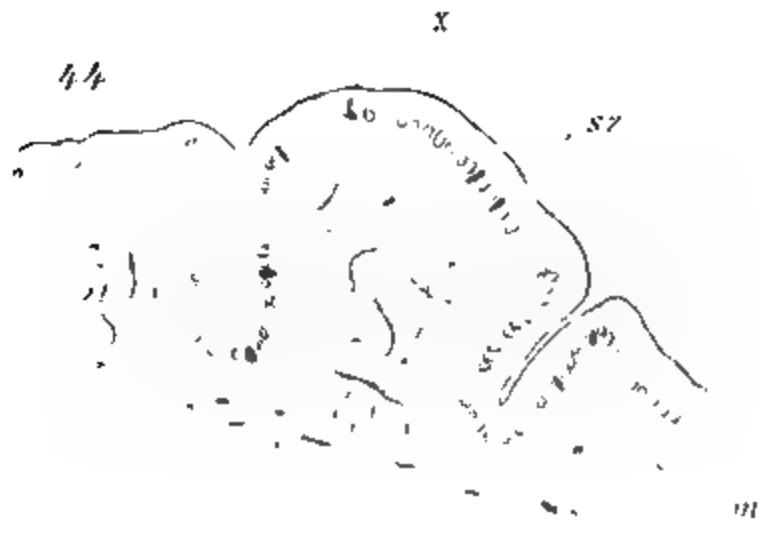
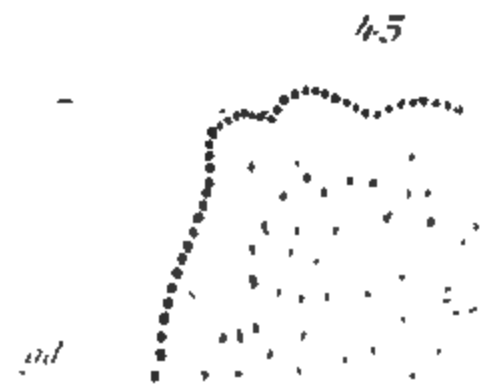




md

cu

e







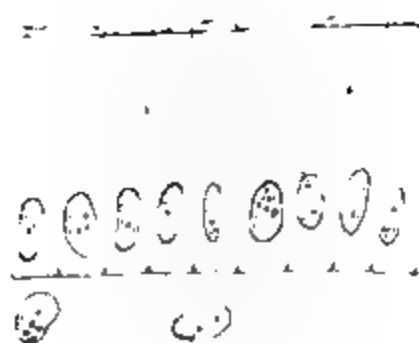
49

dt

m

pn

51



fz

md

52

55.

m

md

gd

nf

m

hk

fz

50

i

e

lk

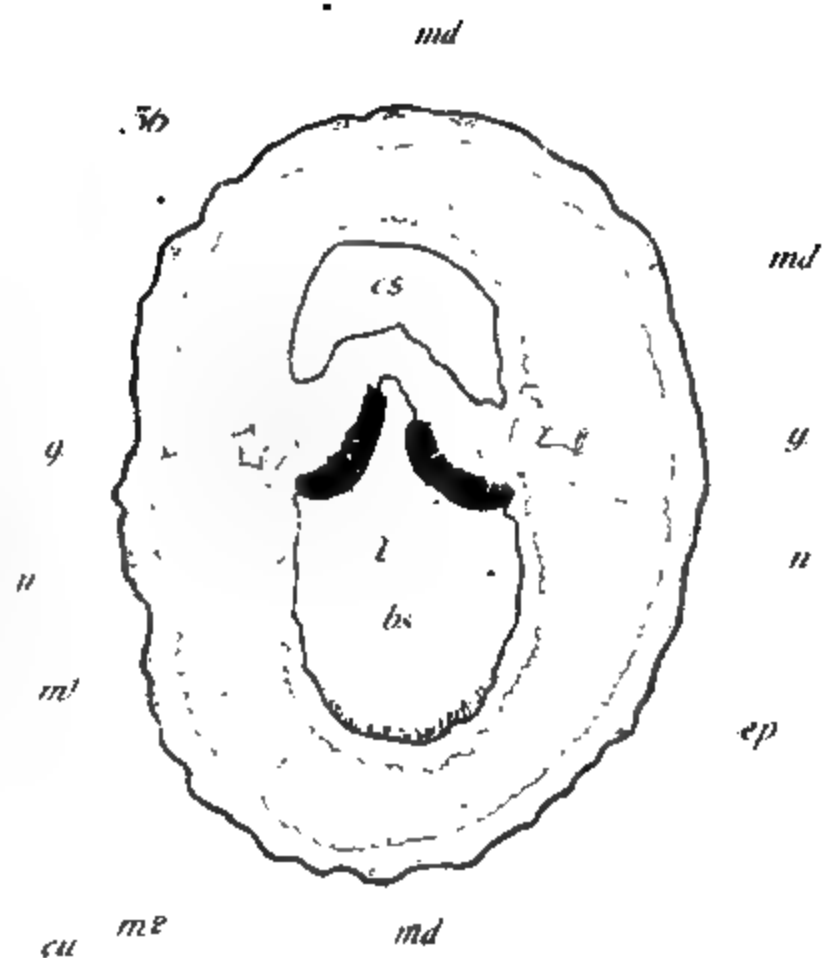
mt  
m

fz

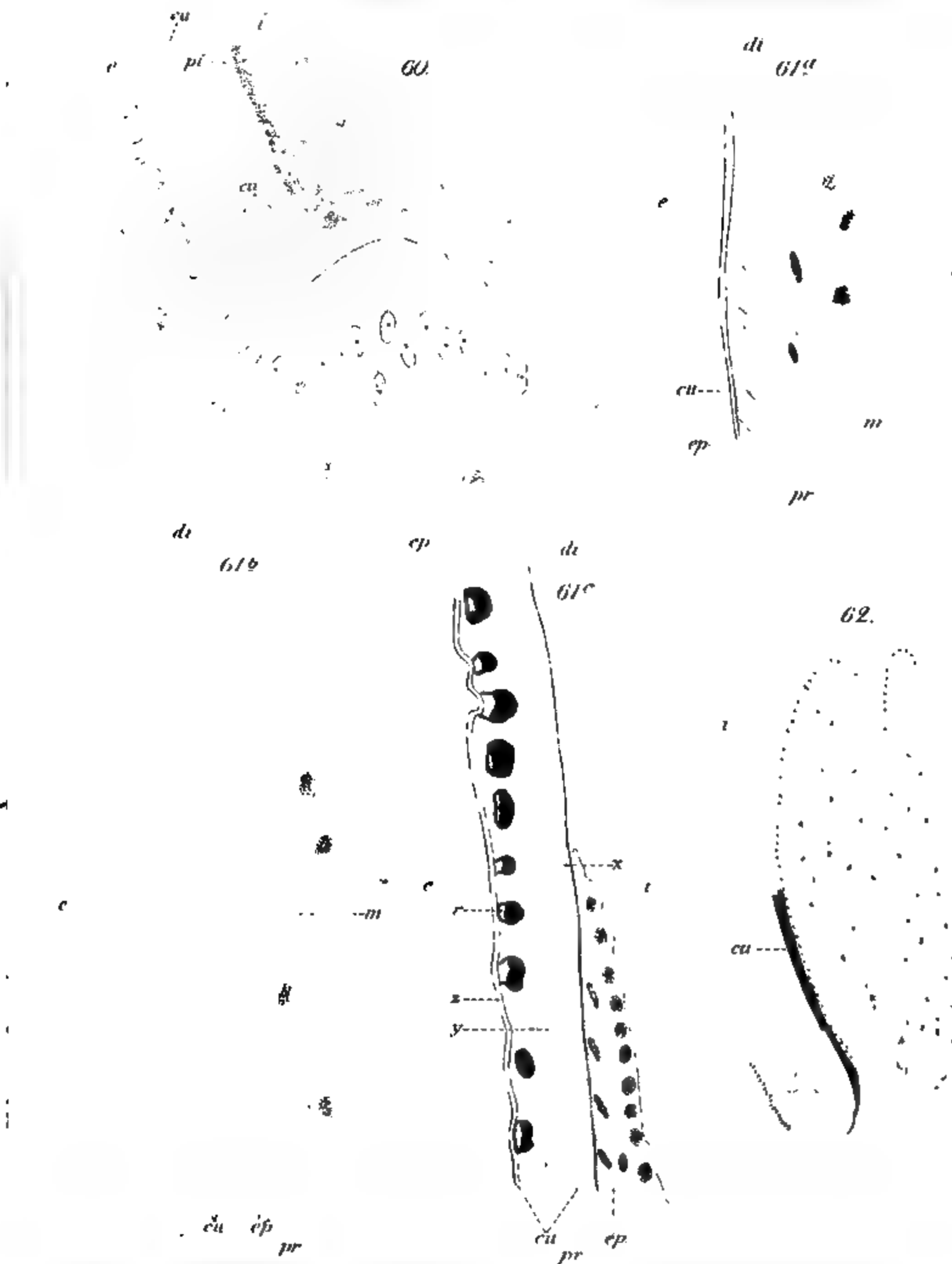
fz

ic. 615.8.7

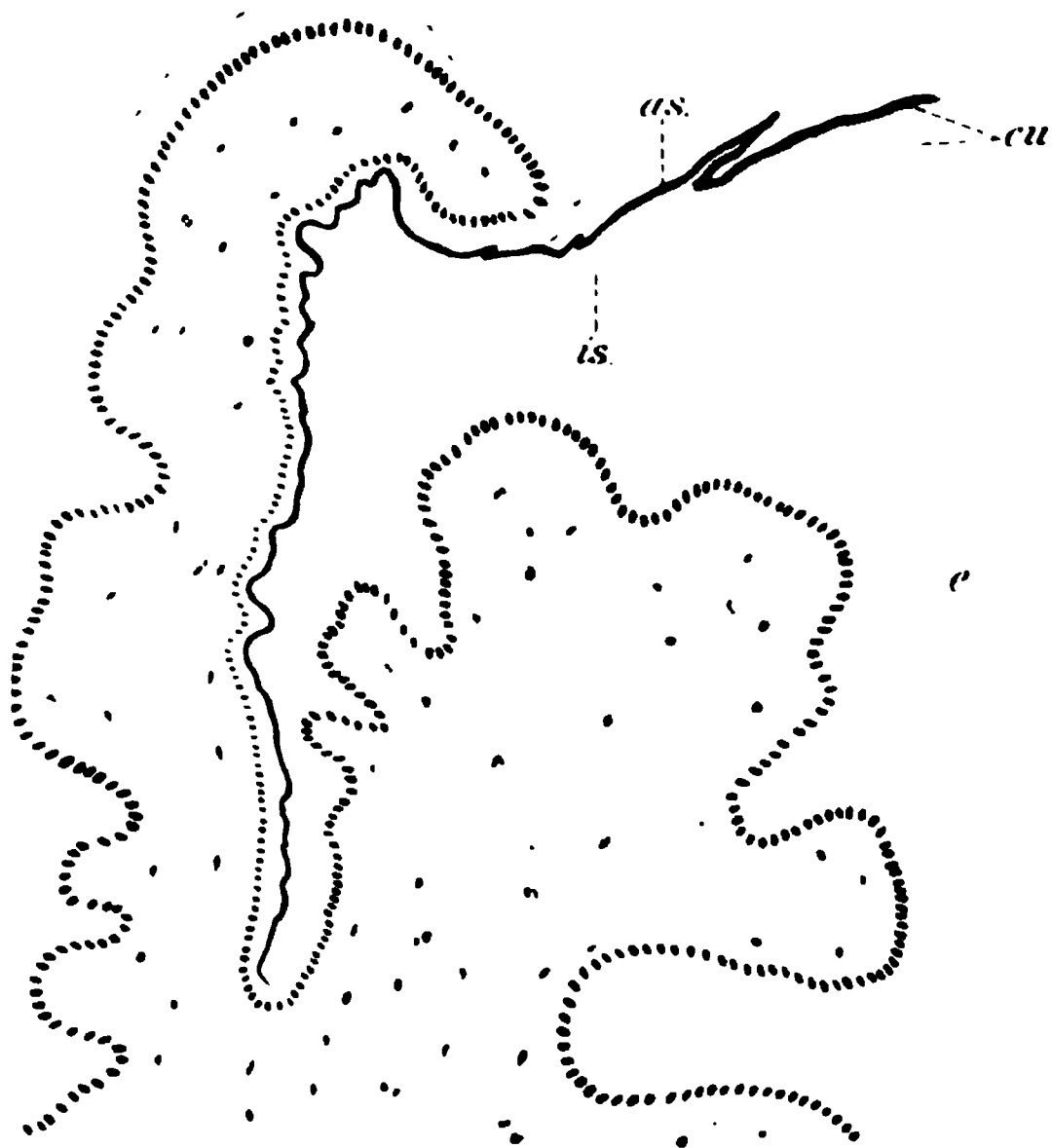




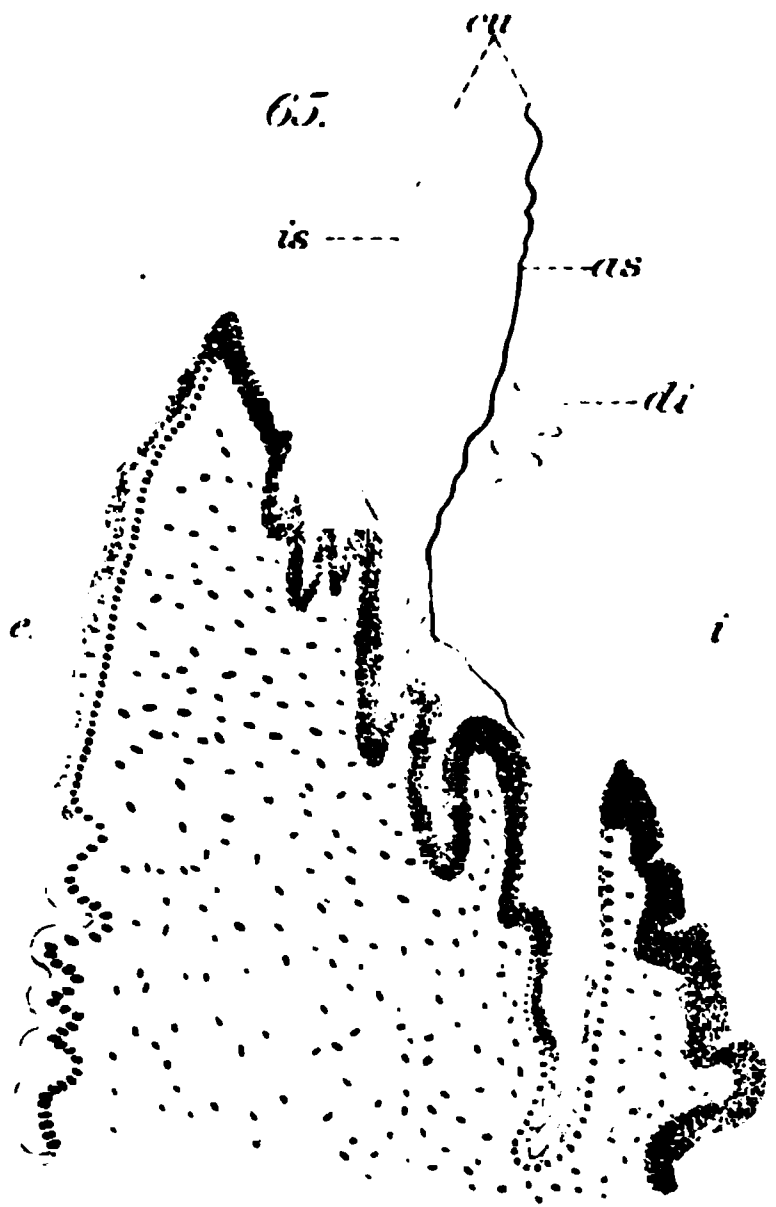
m



63.



65.



64.







11.

12.



32.

19.



21.



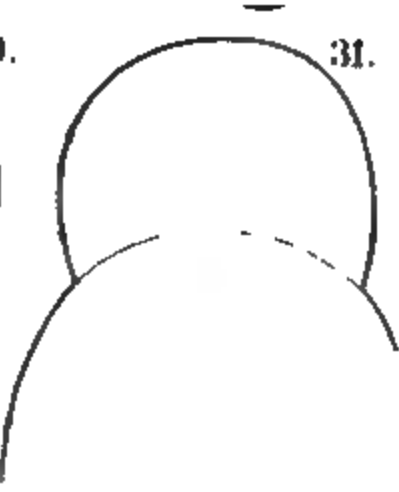
29.

28.



30.

31.



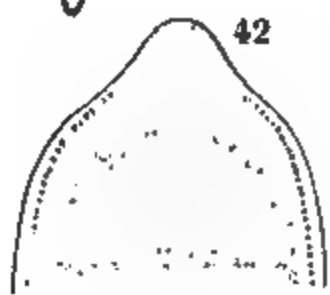
33.



41.



42.



44.

45.

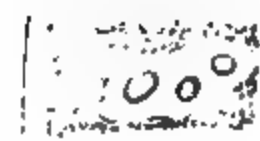
46.

47.

48.



50.

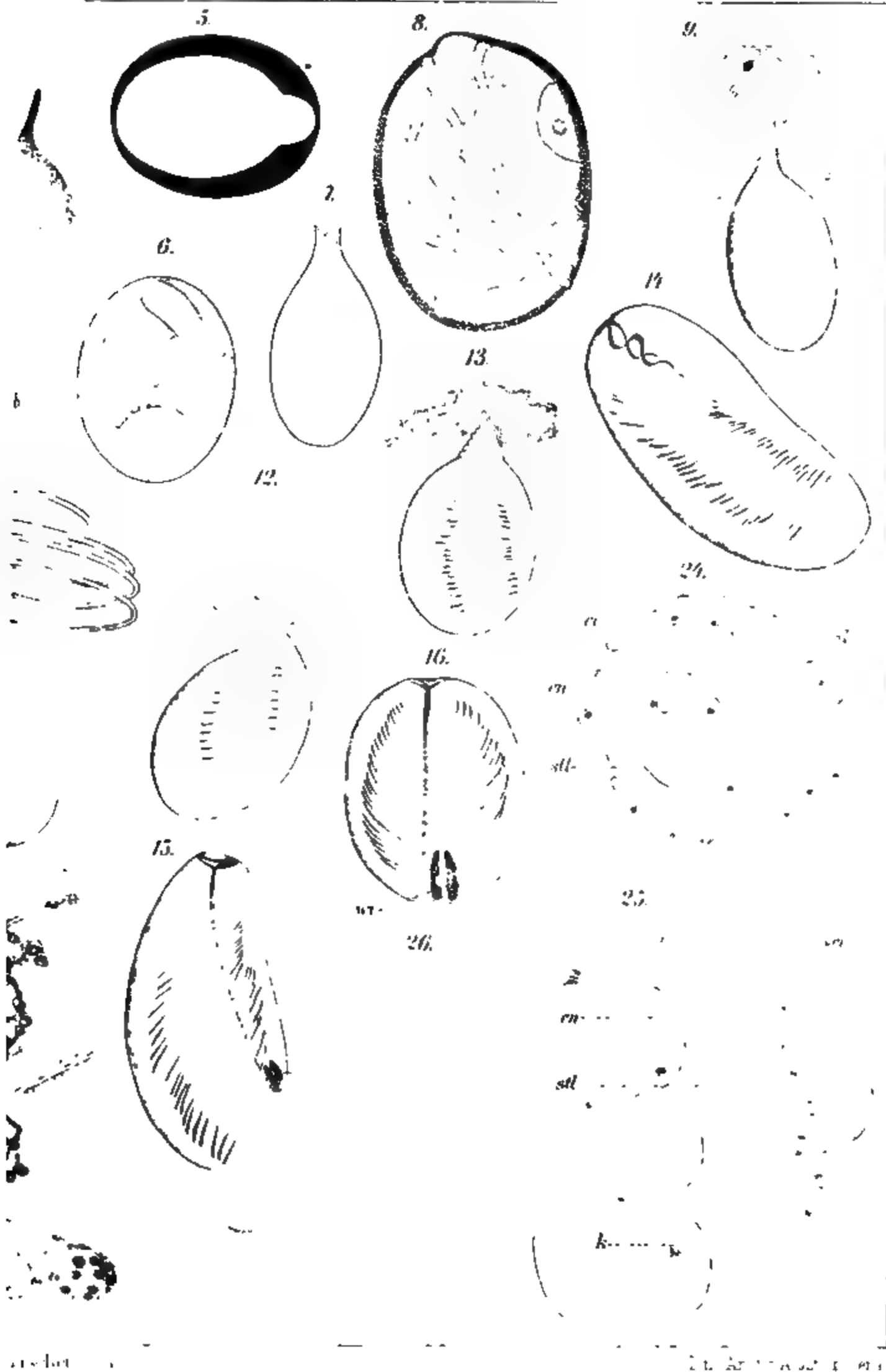














k

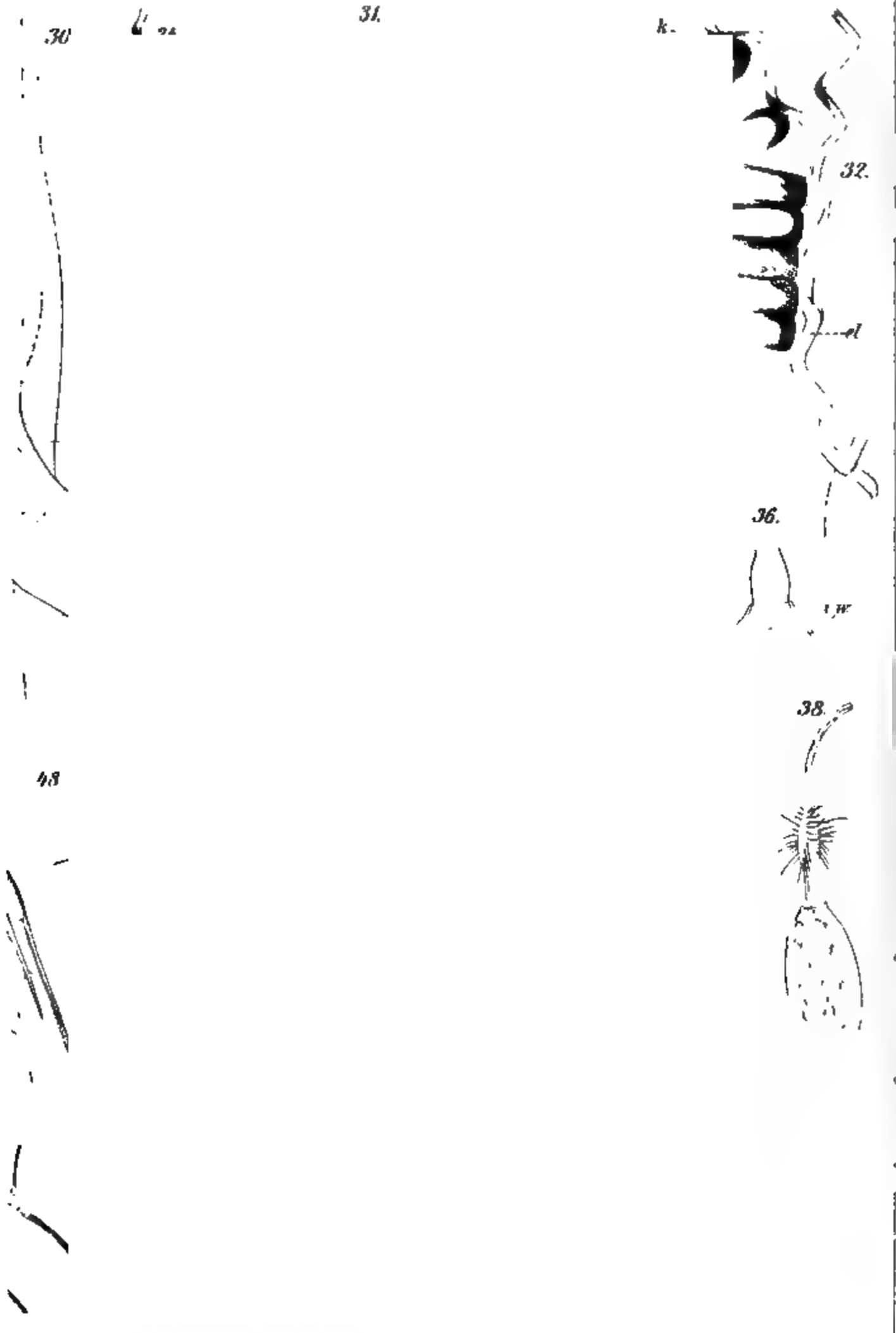


d

4.



46.



52.



54.





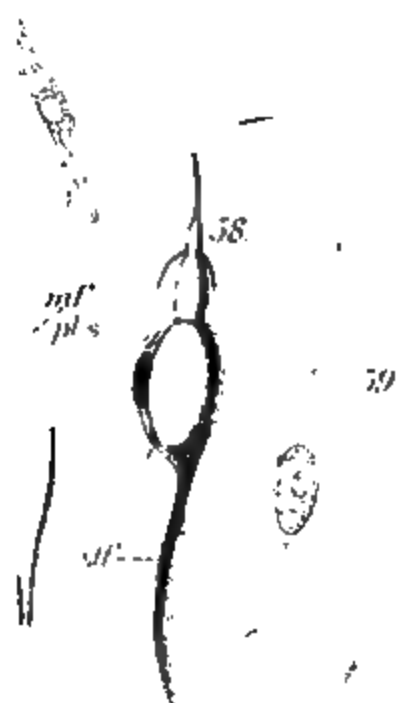




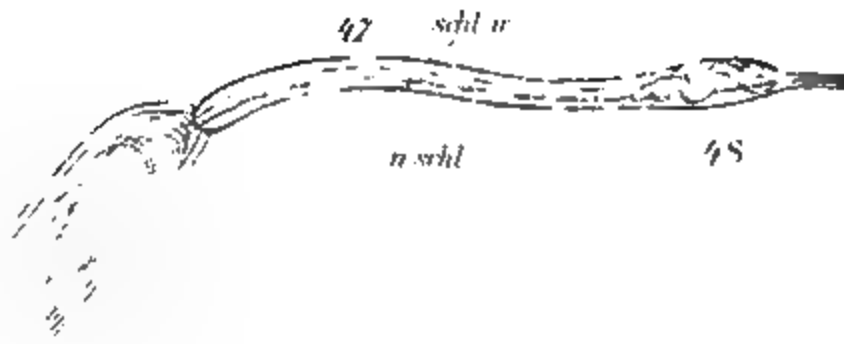
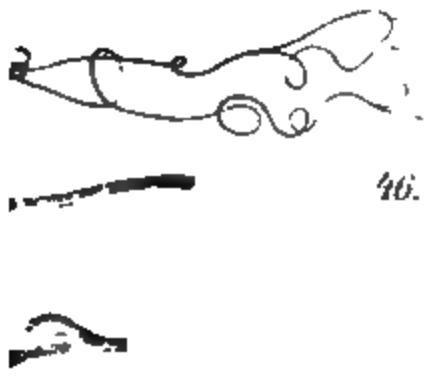








1892



qz

k

st m

61

srst

60a

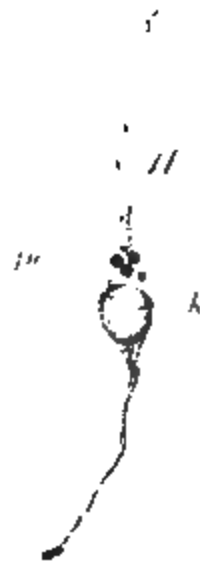
60b

wt

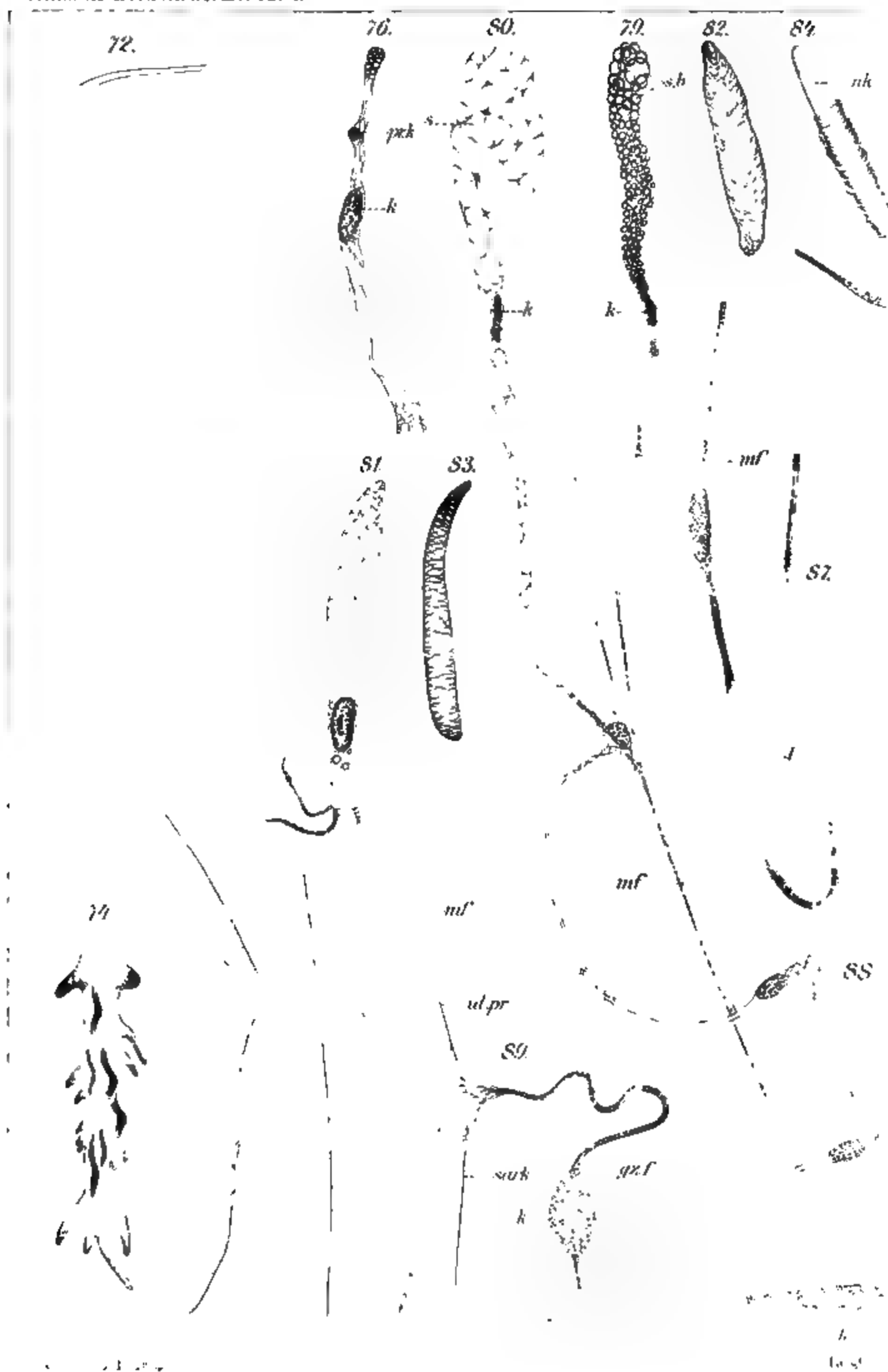
63

prk

prk







91

schuch

85

85

77

k

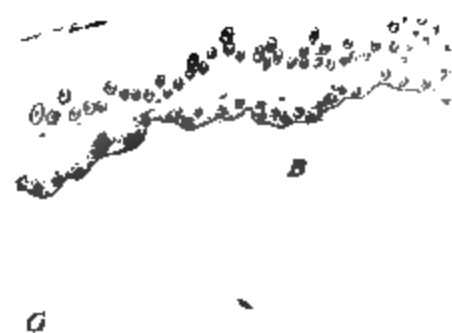
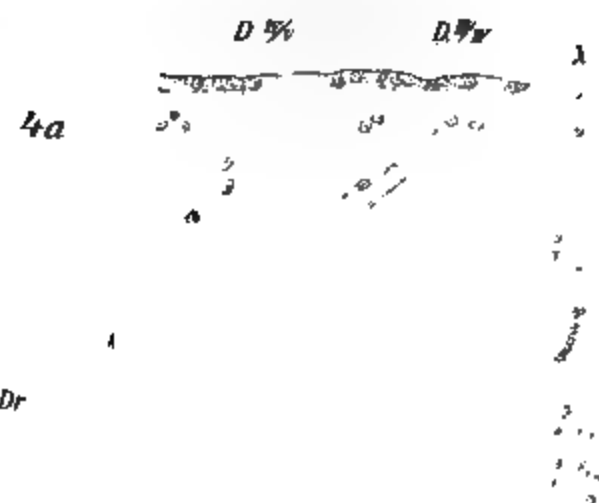
ph

86

ml

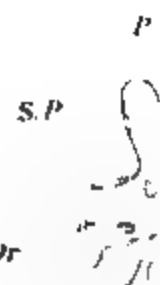
um

27



3

KL

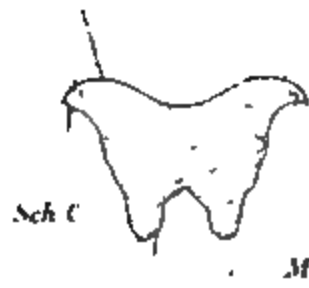


R

Pl

M D 9/2

9a



9b

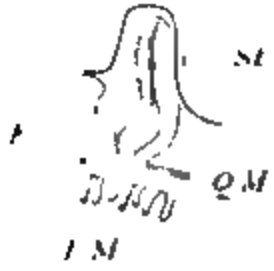


9c



11

8



Dr C

Dr

10



D

7



12

13

SG

6

11

Dr

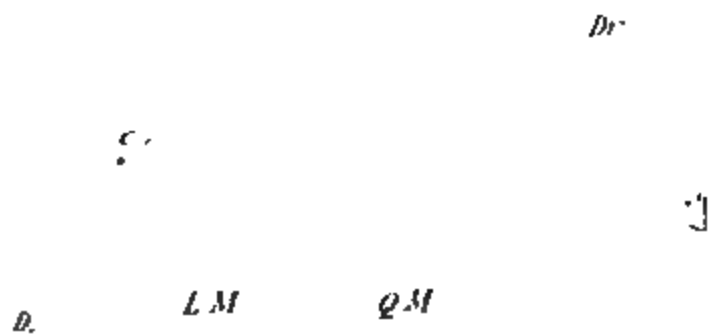
D



14.



17.



15



18

Dr

Q V

LM

Sn

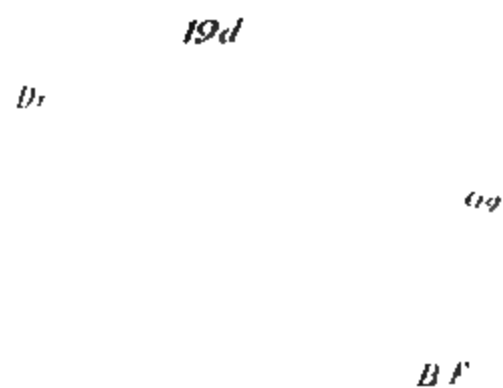
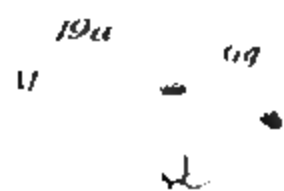
D. AM

20



16b





$D \nabla_{\alpha}$



$D$



$M$

$bu$

25

26

D.

r

G

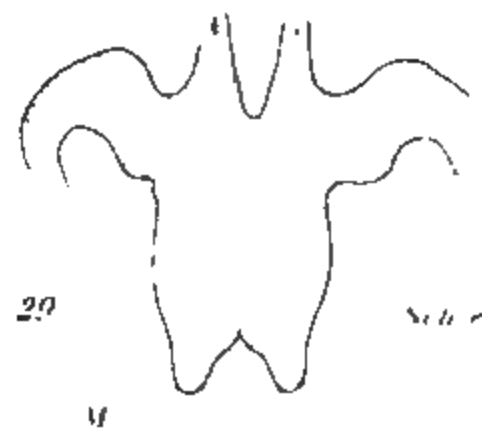
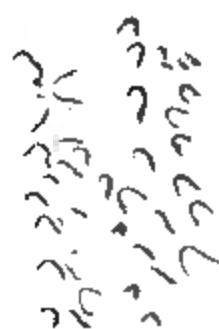


III IV A B<sub>1</sub> I<sub>2</sub> III R

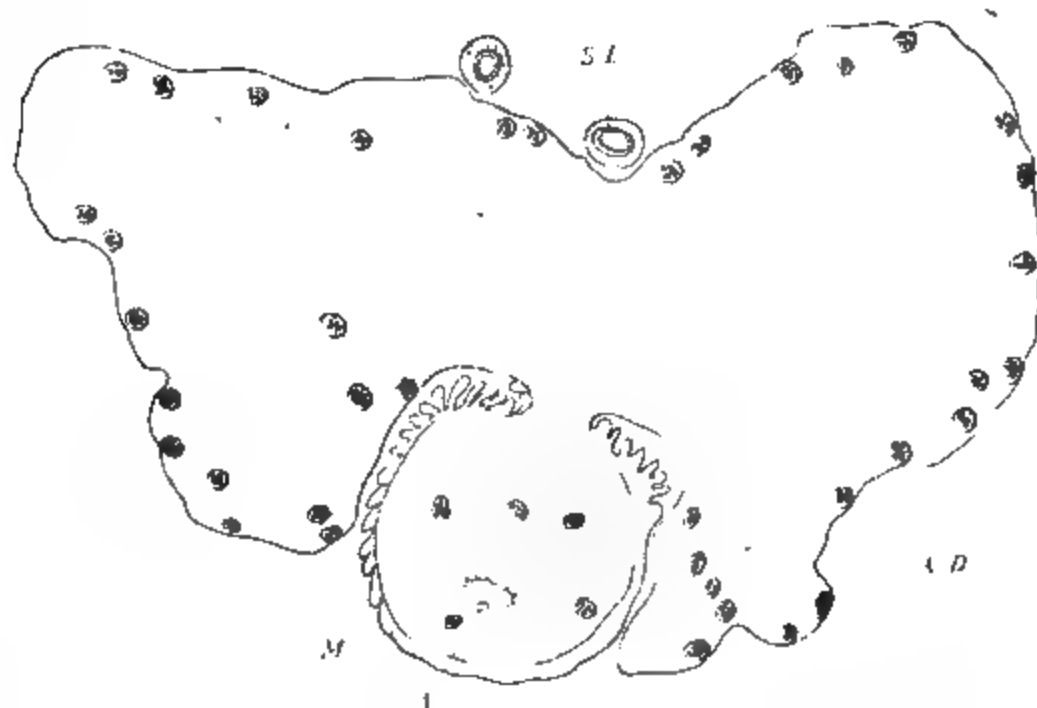
III IV B B<sub>1</sub>

27

28



34

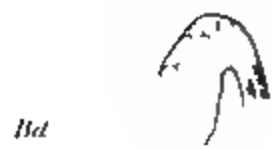


35





30



B

31a



31b



22

M

32



32



A

22

I M

10

Dr

H

c



16.

1.

2.

3.



4

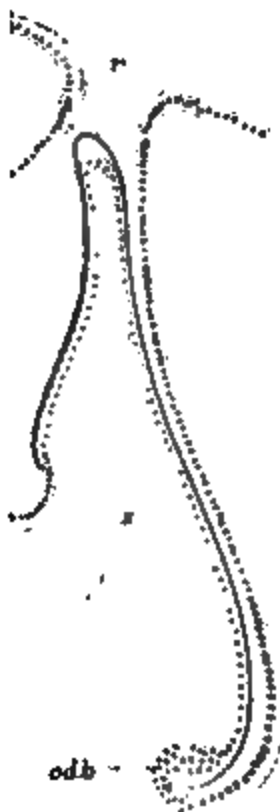
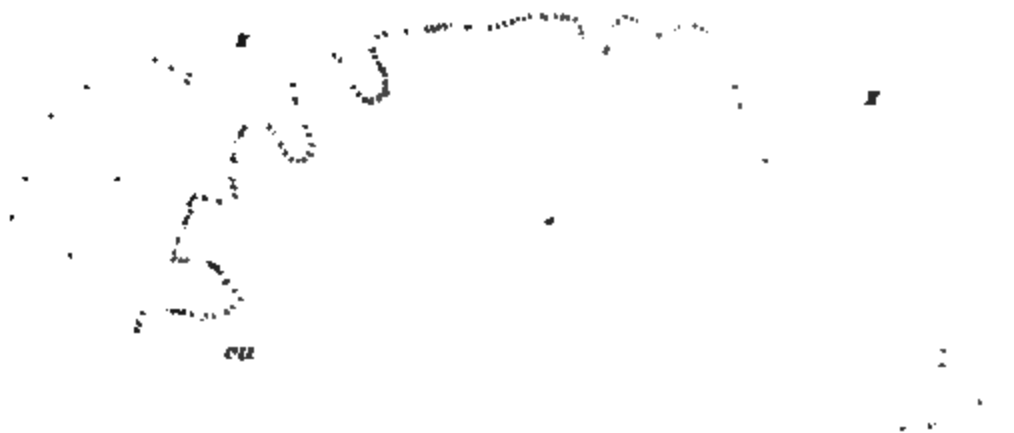
5

6

7

II.

mal





19.



25.

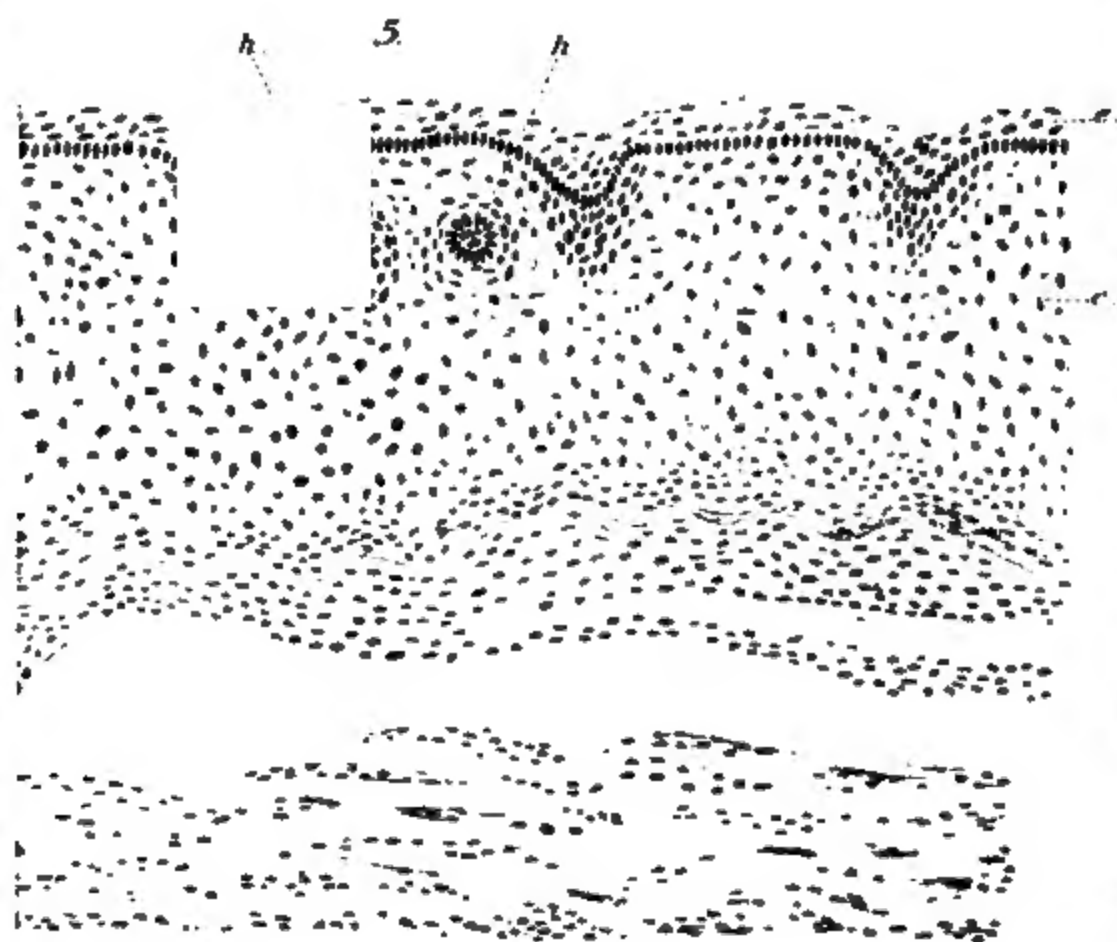
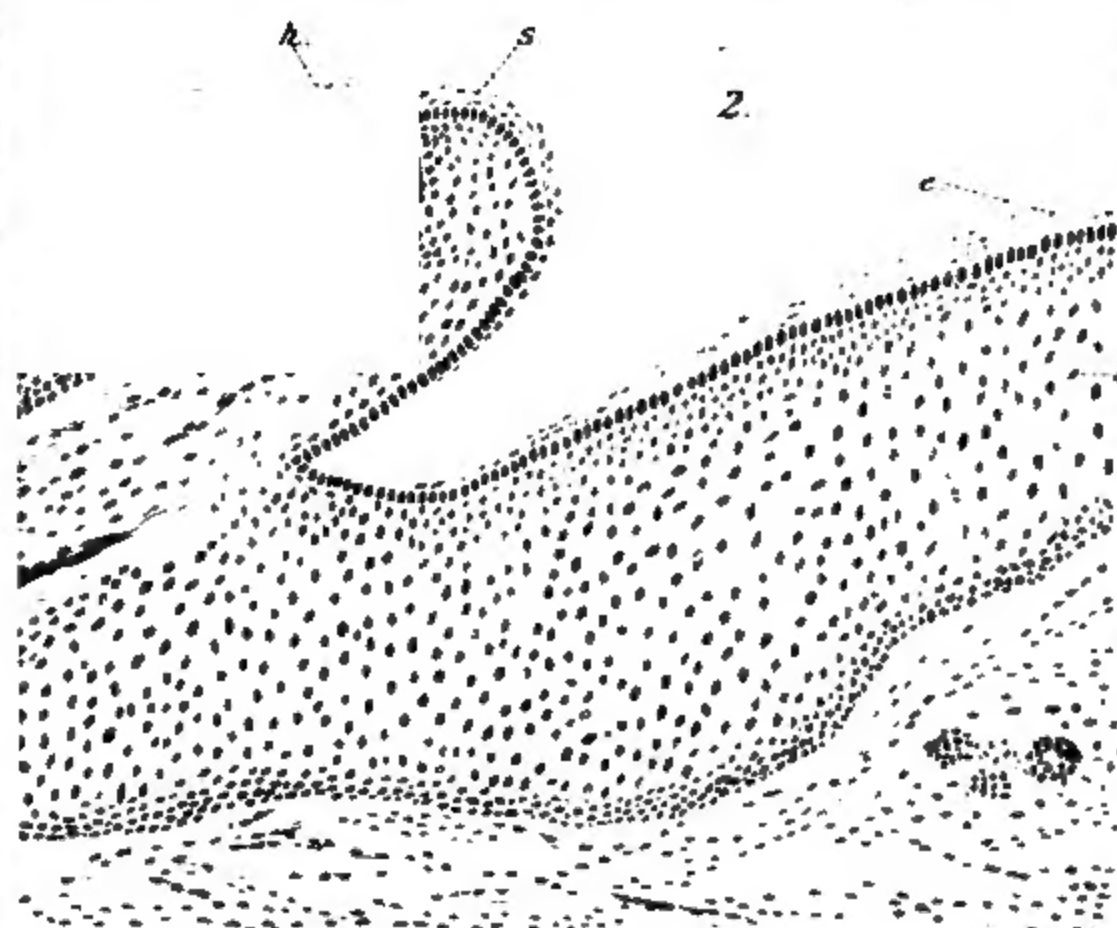






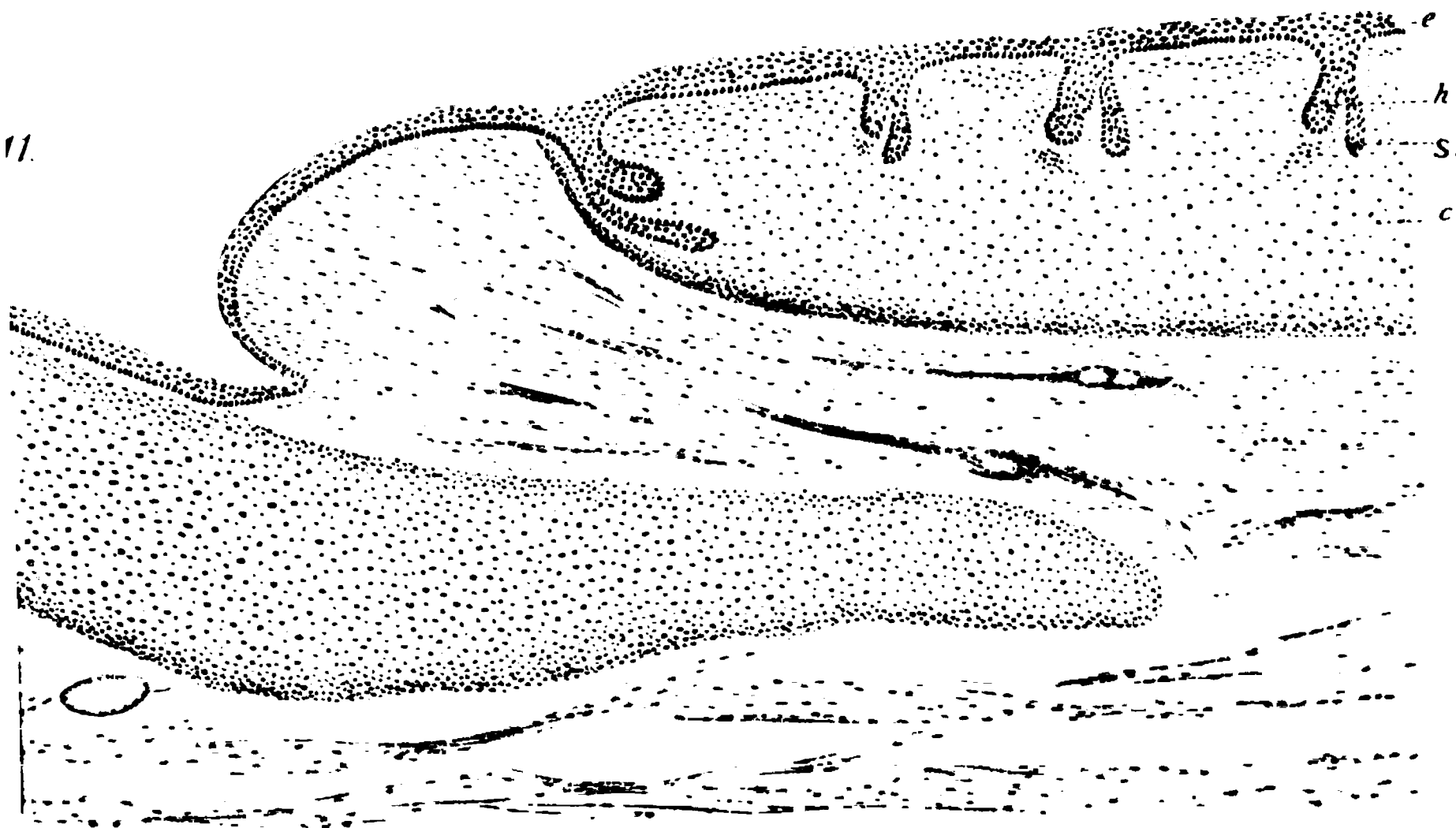








11.



14.



16.

